ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SÉRIE T. 13 1991, Nos 3-4

Juillet-Septembre/Octobre-Décembre 1991

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur J. FABRIÈS

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-36-41.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40-79-37-01. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 40-79-34-38.

Abonnements pour l'année 1991 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1 600 F.
SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 920 F.
SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 430 F.
SECTION C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 430 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, 13, 1991, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), nos 3-4

SOMMAIRE — *CONTENTS*

S.-M. Morsch. — Un nouvel agencement trabéculaire chez un Scleractinia jurassique d'Argentine : *Neuquinosmilia lospozonensis* gen. n., sp. n. 139

A new trabecular arrangement in a Jurassic Scleractinia from Argentina : Neuquinosmilia lospozonensis *gen. n., sp. n.*

X. Martinez-Delclos et A. Nel. — Découverte de trois insectes fossiles dans l'Oligocène inférieur du bassin de l'Èbre (Espagne) (Odonata, Lestidae, Aeshnidae) 157

Discovery of three fossil insects in the Lower Oligocene of Ebre's bassin (Spain) (Odonata, Lestidae, Aeshnidae).

J. Gaudant. — Sur la présence du genre *Palaeorutilus* Gaudant (Poissons téléostéens, Cyprinidae) dans l'Oligocène supérieur de Nissan-lez-Ensérune (Hérault). 167

On the occurrence of the genus Palaeorutilus *Gaudant (Teleost Fishes, Cyprinidae) in the Upper Oligocene of Nissan-lez-Ensérune (Hérault).*

P. Montoya y J. Morales. — *Birgerbohlinia schaubi* Crusafont, 1952 (Giraffidae, Mammalia) del Turoliense inferior de Crevillente-2 (Alicante, España). Filogenia e historia biogeográfica de la subfamilia Sivatheriinae 177

Birgerbohlinia schaubi *Crusafont, 1952 (Giraffidae, Mammalia) from the Lower Turolian of Crevillente-2 (Amicante, Spain). Phylogeny and biogeographical history of the Sivatheriinae subfamily.*

C. de Muizon et L. G. Marshall. — Nouveaux Condylarthres du Paléocène inférieur de Tiupampa (Bolivie) 201

New Condylarths from the Early Paleocene of Tiupampa (Bolivia).

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **13**, 1991,
section C, nᵒˢ 3-4 : 139-155.

Un nouvel agencement trabéculaire chez un Scleractinia jurassique d'Argentine : *Neuquinosmilia lospozonensis* gen. n., sp. n.

par Suzana-Maria MORSCH

Résumé. — L'étude d'un certain nombre de Scléractiniaires du Jurassique d'Argentine (Formation Lajas, Bajocien moyen) a permis la création d'un nouveau taxon : *Neuquinosmilia lospozonensis* gen. n., sp. n. (Montlivaltiidae) dont la principale caractéristique est un type de structure trabéculaire qui n'avait pas encore été décrit chez les coraux mésozoïques. Les vestiges de structure trabéculaire suggèrent que les trabécules pourraient être composées de faisceaux de fibres arrangés par groupes et disposés d'une façon alterne ou même sans ordre autour de l'axe trabéculaire. La disposition des trabécules observée dans cette nouvelle structure serait semblable à celle des grains de blé autour de l'axe de leur épi et pour cette raison elle est nommée « structure en épi » ou « trabécule en épi ».

Mots-clés. — Nouveau taxon, Structure trabéculaire, Scleractinia, Montlivaltiidae, Jurassique, Argentine.

Abstract. — *Neuquinosmilia lospozonensis* gen. n., sp. n., a scleractinian coral (Montlivaltiidae) from Jurassic beds of Argentina (Lajas Formation, Middle Bajocian) is described. Its principal characteristic is an hitherto undescribed trabecular structure which consists of trabeculae comprised of many fibre sheaves arranged alternately or without any particular order along a trabecular axis. Because there is a similarity between the arrangement of the fibre sheaves along the trabecular axis and the disposition of the grains on ears of corn (as, for example, in *Triticum* sp.), this structure is named "ears of corn structure" or "ears of corn trabecula".

Key words. — New taxa, Trabecular structure, Scleractinia, Montlivaltiidae, Jurassique, Argentina.

S.-M. MORSCH, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

Les spécimens étudiés ici ont été recueillis dans les gisements de Los Pozones (Province de Neuquén, Argentine) (fig. 1), qui correspondent au point fossilifère nº 966 de WEAVER (1931) (LEANZA & GARATE-ZUBILLAGA, 1983).

Les couches à coraux font partie de la Formation Lajas et elles appartiennent à la zone à *Sonninia espinazitensis* et *Emileia multiformis* ce qui, selon LEANZA *et al.* (1987) indique le Bajocien moyen.

La plus grande partie des spécimens est conservée dans la collection du « Museo Prof. Dr. Juan Olsacher » (MOZ) à Zapala, Argentine. Quelques exemplaires sont conservés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

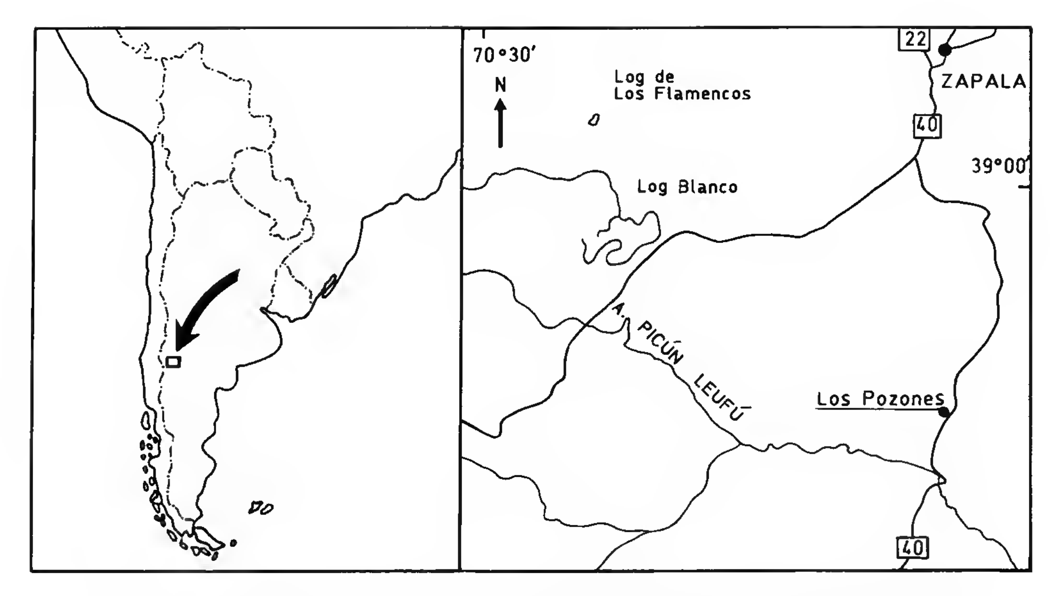


FIG. 1. — Localisation du gisement de Los Pozones (Province de Neuquén, Argentine).

SYSTÉMATIQUE

Ordre SCLERACTINIA Bourne, 1900

Subordre STYLININA Alloiteau, 1952

Famille MONTLIVALTIIDAE Dietrich, 1926, emend. Alloiteau, 1952, emend. Beauvais, 1980

Genre **NEUQUINOSMILIA** gen. n.

DERIVATIO NOMINIS : De la Province de Neuquén où se trouvent les principaux gisements à coraux du Jurassique argentin.

DIAGNOSIS : Polypier simple, ressemblant au genre *Montlivaltia.* Fossette calicinale étroite et elliptique. Costoseptes majeurs avec des extrémités axiales courbées, parfois sygmoïdales, se touchant dans la cavité axiale où ils sont liés par les dissépiments, sans être anastomosés. Endothèque abondante répartie dans tout le lumen et traversant la cavité axiale. Columelle absente. Trabécules composées du type « épi ».

ESPÈCE-TYPE : *Neuquinosmilia lospozonensis* sp. n.

Rapports et différences

Les caractéristiques telles que : la forme générale cylindrique, les éléments radiaires débordants qui confèrent à la partie supérieure un aspect cyclolitoïde (pl. I, 1, 2), la fossette calicinale étroite et allongée (pl. I, 4, 5, 6, 7), les faces latérales des éléments radiaires ornées de granules alignés en files subperpendiculaires au bord distal et pouvant se souder en carènes verticales (pl. I, 3 ; pl. II, 1) ainsi que les grosses trabécules recouvertes de couches laminaires observées dans les coupes transversales (pl. I, 6, 7 ; pl. II, 2, 3, 4 ; pl. III, 3, 4, 5 ; pl. IV, 3, 7), sont à peu près les mêmes que celles que présentent plusieurs espèces du genre *Montlivaltia*. Néanmoins, deux différences importantes ont été signalées entre le nouveau genre et le dernier : elles concernent l'endothèque et la structure trabéculaire.

Au sujet de l'endothèque, selon Gill & Lafuste (1971 : 36), *Montlivaltia* possède des dissépiments qui « n'occupent ni la partie tout à fait distale du calice ni la région axiale ».

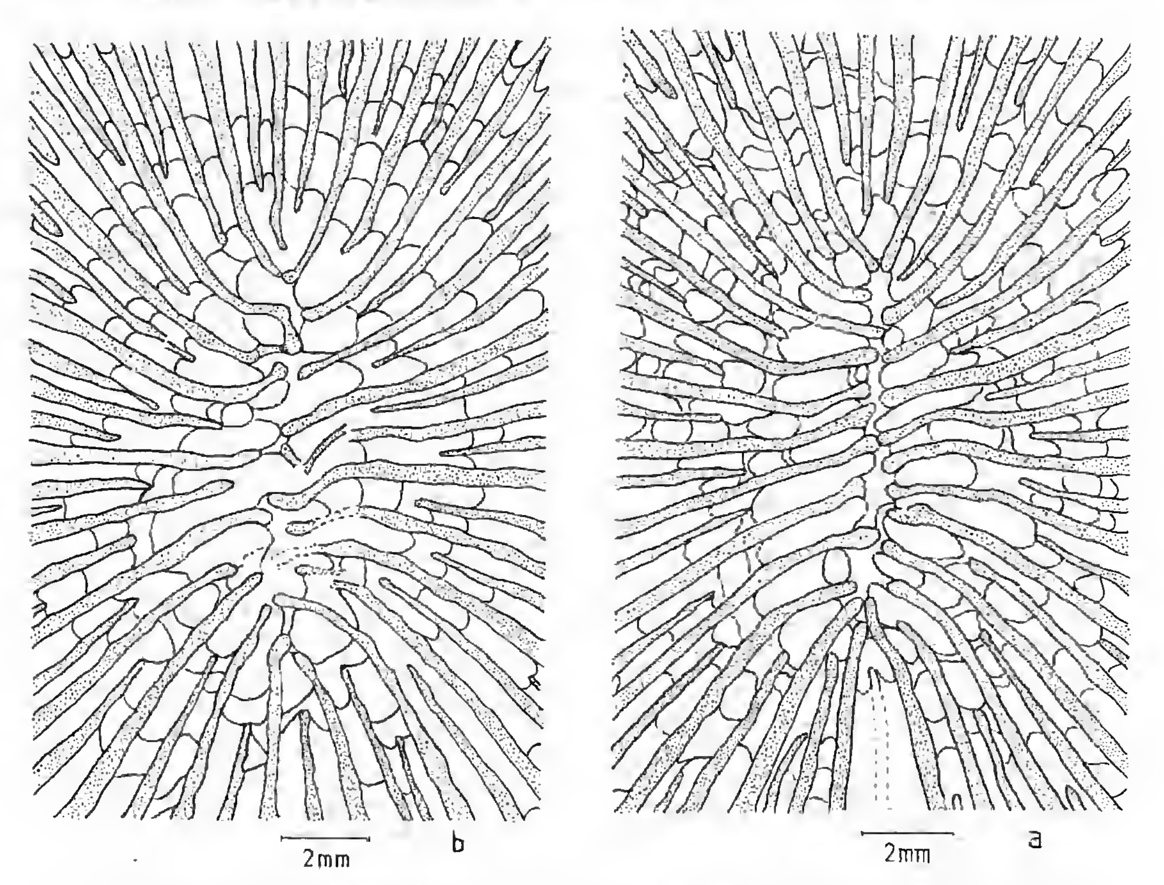


Fig. 2. — *Neuquinosmilia lospozonensis* gen. n., sp. n. Sections transversales. A noter la distribution de l'endothèque et l'extrémité axiale des costoseptes majeurs. Squelette en pointillés : (a) d'après la planche I, 5 et (b) d'après la planche I, 6.

Chez *Neuquinosmilia*, l'endothèque vésiculeuse abondante est constituée par des dissépiments qui sont présents dans les chambres interseptales et dans toute la région axiale (pl. I, 3b, 4, 5, 6 ; fig. 2). Dans celle-ci, les dissépiments sont faiblement convexes et, joints à l'extrémité épaisse des costoseptes majeurs, peuvent donner sur les coupes transversales l'apparence d'une faible columelle pariétale allongée (pl. I, 4). Néanmoins, l'observation des coupes transversales sériées permet de constater l'absence d'un véritable organe axial (pl. I, 5, 6, 7 ; fig. 2).

Cependant, la différence la plus importante entre les deux genres est celle qui concerne la structure trabéculaire.

Malgré la recristallisation des exemplaires, les plaques minces transversales de *Neuquinosmilia* montrent que les trabécules sont grosses (300-400 µ × 650-800 µ), assez espacées (environ 400-1000 µ les unes des autres) et que leurs sections présentent une forme générale ellipsoïdale ou fusiforme, presque jamais losangique (pl. II, 2, 3, 4 ; pl. III, 4 ; pl. IV, 3, 5, 6, 7).

Quand elles sont vues à un plus fort grossissement, les trabécules présentent un aspect granuleux conféré par un nombre variable de taches sombres irrégulières (pl. II, 3, 4 ; pl. III, 3, 4 ; pl. IV, 3, 4, 5, 6, 7). Celles-ci émergent vers l'extérieur de la trabécule, constituant un nombre variable des crêtes latérales (pl. II, 4 ; pl.III, 3, 5 ; pl.IV, 3, 7). Ces taches sombres, cernées par des lignes claires, peuvent être interprétées comme l'image de la recristallisation des centres de calcification. Les lignes claires peuvent être dues, comme l'a suggéré Cuif (1974), à la dissolution des régions plus favorables à la circulation de l'eau telles que les extrémités des fibres.

Les coupes longitudinales effectuées dans le plan médio-septal montrent que les axes trabéculaires sont plus ou moins disposés en éventail et présentent des interruptions irrégulièrement espacées qui sont soulignées par des lignes claires en zigzag, irrégulières, subparallèles entre elles ainsi qu'au bord distal des éléments radiaires (pl. III, 1). Ces lignes claires en zigzag peuvent être interprétées comme des intervalles de croissance de l'individu. A un plus fort grossissement, sur les sections transversales, les vestiges des centres de calcification apparaissent sous forme de taches sombres entourées de lignes claires (pl. III, 2).

Ces vestiges de microstructure peuvent suggérer la présence de trabécules composées de plusieurs faisceaux de fibres apparemment arrangés d'une façon oblique et alterne, ou même sans ordre, autour d'un axe trabéculaire (fig. 4).

Alloiteau (1957 : 106), qui a refait la diagnose du genre *Montlivaltia* avec des compléments microstructuraux, a mentionné l'existence de trabécules simples et composées. Pour lui, les trabécules composées, correspondant aux carènes verticales, « paraissent résulter d'une ramification dendroïde d'une poutrelle primitive et comparable aux rhabdacanthes des Acanthocycliidae de D. Hill ».

Gill & Lafuste (1971) ont étudié les microstructures de plusieurs espèces de *Montlivaltia* et ont conclu que chez ce genre, les trabécules « possèdent un axe unique autour duquel s'arrangent les faisceaux de fibres droites » (*op. cit.*, p. 30) ce qui indique que les trabécules sont simples. Pour ces auteurs, les épines observées sur la surface latérale des éléments radiaires sont des expansions latérales de ces mêmes trabécules, possédant un axe perpendiculaire à l'axe principal de celles-ci. Malheureusement la représentation des axes perpendiculaires correspondant aux expansions latérales dans le schéma de Gill & Lafuste (1971, fig. 19) n'est pas très nette.

Cuif (1974) a essayé de concilier les opinions d'Alloiteau (1957) (quant aux trabécules composées) et de Gill & Lafuste (1971) et a modifié légèrement le schéma de ces derniers

auteurs en y ajoutant les axes correspondant aux expansions latérales mentionnées par eux. Il arrive ainsi à montrer un modèle de trabécule composée, dans lequel les axes latéraux sont symétriques et plutôt divergents par rapport à l'axe principal, tandis que pour GILL & LAFUSTE (1971) ils sont perpendiculaires à l'axe de la trabécule.

Les particularités de la nouvelle structure trabéculaire observée ici ne correspondent ni au schéma donné par GILL & LAFUSTE (1971) ni à celui de CUIF (1974). Par contre, l'allusion d'ALLOITEAU (1957) quant à l'aspect rhabdacanthide des trabécules de *Montlivaltia* semble pouvoir, au moins partiellement, s'appliquer à ces exemplaires argentins.

Selon HILL (1981 : F15) la trabécule rhabdacanthide « has its fibres radiating from any number of separate, smaller transient centres so that it is composed of secondary trabeculae radiating upward and outward ». En effet, si on observe les schémas des trabécules rhabdacanthides présentés par HILL (1936, 1981), WANG (1950) et WANG & HE (1985), on constate que chez *Neuquinosmilia* les trabécules ont une structure apparemment beaucoup plus voisine de celles-ci que des trabécules de *Montlivaltia* montrées par GILL & LAFUSTE (1971) ou CUIF (1974).

On ne peut pas non plus ignorer CHEVALIER (1971) qui a remarqué chez certains coraux actuels la présence de trabécules composées de centres épars dont les faisceaux ne présentent aucune ordonnance ou encore, chez d'autres formes, l'existence de centres de calcification disposés d'une façon alterne. Les dessins qu'il présente sur les figures 93, 94 (*Favia valenciennesi*), 171, 172 (*Montastraea curta*) et 179 (*Plesiastraea versipora*) montrent des trabécules composées de plusieurs centres de calcifications semblables à celles des spécimens argentins. Toutefois sur les plaques minces de ces exemplaires actuels, on voit des trabécules très petites, serrées, et des centres de calcification distribués sans interruption sur la largeur des éléments radiaires tandis que dans le matériel jurassique étudié ici, les trabécules sont grandes, largement espacées avec des centres de calcification arrangés en groupes.

Il faut mentionner que l'exemplaire figuré par GILL & LAFUSTE (1971 : 26, fig. 15) (*Montlivaltia delabechii*) possède des trabécules à section transversale très semblables aux spécimens d'Argentine (pl. III, 3 ; pl. IV, 3, 4, 7). Selon ces auteurs, il s'agit de « bifurcation des épines latérales ». Il est très probable que cet exemplaire possède une structure trabéculaire comparable à celle décrite ici plutôt qu'à celle de la bifurcation des épines latérales présentée par GILL & LAFUSTE (1971) dans leur planche II, figure 5. Malheureusement, l'exemplaire figuré pas ces auteurs n'a pas été retrouvé dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle, donc la comparaison avec le matériel argentin n'a pas été possible.

Pour mieux comprendre comment pourrait être la disposition des faisceaux de fibres dans les trabécules des spécimens d'Argentine, on a pensé à la distribution que présentent les grains dans les épis de certaines graminées.

Cette comparaison, pour des raisons techniques (taille, facilité de travail, etc.), a été effectuée avec des épis de blé (*Triticum* sp.) (pl. IV, 1). L'épi de blé a été inclus dans la résine polyester et sectionné transversalement à plusieurs niveaux. Dans chaque coupe, les grains de blé montrent une disposition irrégulière (pl. IV, 2) — tout à fait compréhensible puisque les coupes ont été effectuées à différents niveaux de l'épi — analogue à la disposition des taches sombres observées sur les sections transversales des trabécules des spécimens étudiés ici. On peut donc comparer chaque épi à une trabécule et chaque grain de blé à un faisceau de fibres. En effet, si on dessine sur un papier le contour des sections des grains de blé et si on en ombre la partie intérieure (fig. 3a) on constate une notable similarité avec l'ensemble des taches

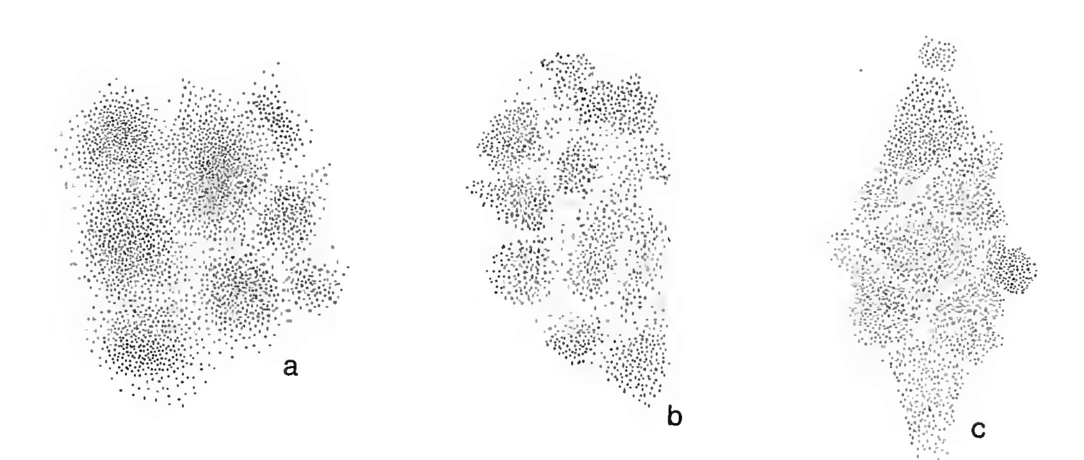


Fig. 3. — Comparaison entre les schémas des sections transversales d'un épi de blé (a) (d'après la planche IV, 2b) et de deux trabécules : (b) (d'après la planche IV, 5) et (c) (d'après la planche IV, 4).

sombres présentées dans les coupes transversales des trabécules (fig. 3b). L'espace entre les grains de blé correspondrait aux lignes claires entre les taches sombres des trabécules.

D'après cette comparaison on peut conclure que les faisceaux des fibres constituant les trabécules septales des spécimens argentins auraient une disposition alterne autour d'un axe trabéculaire (fig. 4) semblable à la disposition des grains de blé autour de l'axe de l'épi. Ainsi, la nouvelle structure trabéculaire décrite ici peut être appelée structure « en épi » ou trabécule « en épi ».

Enfin, le nouveau genre diffère également de *Miscellosmilia* Eliasova, *Axosmilia* Milne Edwards & Haimes et *Aulophyllia* Alloiteau, par l'absence d'une véritable columelle.

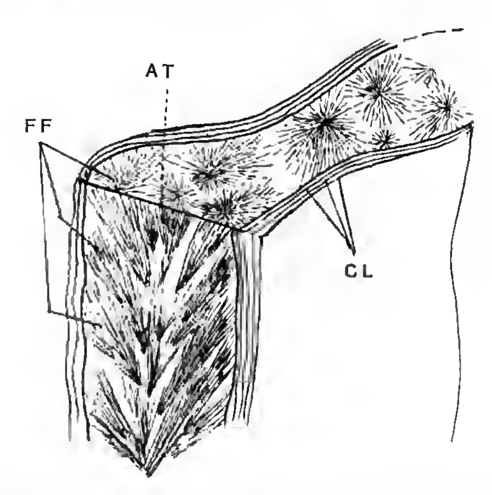


Fig. 4. — Reconstitution schématique de l'agencement trabéculaire d'un septe de *Neuquinosmilia* gen. n. On observe la disposition probable des faisceaux de fibres constituant les trabécules et leur apparence en coupes transversales. FF : faisceaux de fibres; AT : axe trabéculaire; CL : couches laminaires.

Neuquinosmilia lospozonensis sp. n.
(Pl. I, 1 à 7; pl. II, 1 à 4; pl. III, 1 à 4; pl. IV, 3 à 7; fig. 2, 3)

Derivatio nominis : De la localité Los Pozones où les spécimens ont été récoltés.

Holotypus : Spécimen n° P 4803/1 MOZ (11 plaque minces sériées).

Locus typus : Los Pozones (Province de Neuquén, Argentine).

Stratum typicum : Formation Lajas, zone à *Sonninia espinazitensis* et *Emileia multiformis* (Bajocien moyen).

Description

Polypier simple, cylindrique. Face inférieure plate, un peu déprimée au centre avec un point de fixation central. Fossette calicinale étroite, allongée, peu profonde. Surface calicinale d'aspect cyclolitoïde conféré par les costoseptes débordants, compacts, libres, disposés en systèmes incomplets. Les S_1, S_2 et une partie des S_3, lesquels ont à peu près la même épaisseur, arrivent jusqu'à la cavité axiale où leurs bords axiaux épais, courbés et quelquefois sygmoïdaux, se touchent. Ils sont soudés au centre du calice par leurs couches laminaires et des dissépiments. Certains costoseptes opposés peuvent même se croiser. Néanmoins cette union des costoseptes-couches laminaires-dissépiments ne constitue pas une véritable anastomose. Les autres S_3, S_4 et S_5 sont droits, plus minces et plus courts. Les S_6, quand ils existent, sont très petits. Les faces latérales des éléments radiaires plus épais sont faiblement ondulées et celles des plus minces, carénées; bord distal probablement garni de dents. Endothèque vésiculeuse abondante, dissépiments s'étendant dans toute l'extension des chambres interseptales et du lumen. Épithèque incomplète, peu plissée, plus abondante à la base du polypier. Muraille parathécale épicostale incomplète. Columelle absente. Les caractéristiques de la structure trabéculaire sont celles du genre.

Matériel : Plusieurs spécimens : n^{os} P 4803 MOZ et P 1294 MOZ.

Dimensions : Nombre de costoseptes : 92-124; densité septale : 2-5/2 mm; densité trabéculaire : 2-3/2 mm; nombre de costoseptes arrivant à la fossette calicinale : 20-24; distance entre les trabécules : 0,4-1 mm; diamètre du calice : 20-40 mm; hauteur du polypier : 25-100 mm.

Remarques : L'aspect extérieur de la nouvelle espèce est très semblable à celui des différentes espèces du genre *Montlivaltia*. Cependant, la structure trabéculaire et la disposition de l'endothèque permettent de différencier *Neuquinosmilia lospozonensis* des *Montlivaltia* décrites jusqu'à ce jour.

Distribution : Los Pozones (Argentine) (Formation Lajas — Bajocien moyen).

Conclusion

Bien que la microstructure originelle des spécimens étudiés soit altérée, ses vestiges permettent de déceler une disposition trabéculaire encore inconnue chez les coraux tant paléozoïques que mésozoïques ou actuels : les éléments radiaires sont formés de grosses trabécules composées de faisceaux de fibres disposés d'une façon alterne ou sans ordre autour de l'axe trabéculaire.

Les trabécules, disposées en éventail dans le plan médio-septal, présentent un nombre variable de petites crêtes latérales qui correspondent aux extrémités des faisceaux de fibres inclinés vers l'extérieur; leur ensemble, enfin, est flanqué de couches laminaires semblables à celles observées chez les *Montlivaltia.*

La microstructure qui semble la plus proche de cette nouvelle architecture observée est celle des rhabdacanthides dont elle diffère, cependant, par la présence des couches laminaires.

Cette nouvelle caractéristique de structure trabéculaire ainsi que la présence de dissépiments qui traversent la cavité axiale justifient la création du nouveau genre.

Remerciements

Je tiens à remercier M[me] Louise Beauvais pour son aide, ses conseils et critiques et M. Pierre Semenoff-Tihan-Chansky pour son aide et encouragement. Je remercie M. Jean Lafuste † pour la confection des plaques ultra-minces. Je remercie M[me] Sylvie Barta-Calmus de ses suggestions et d'avoir trouvé des épis de blé hors saison, ainsi que M. Gabriel Gill pour ses critiques, et MM. Denis Serrette, Lionel Merlette et Michel Lemoine pour leur aide technique.

Enfin, j'adresse tous mes remerciements au CONICET (Argentine) pour la bourse qu'il m'a accordée et au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) pour avoir mis à ma disposition l'infrastructure nécessaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Alloiteau, J., 1957. — Contribution à la systématique des Madréporaires fossiles. Thèse, CNRS, Paris, vol. 1 : 462 p.; vol. 2 : 286 fig. + 20 pls.

Chevalier, J. P., 1971. — Les Scléractiniaires de la Mélanésie Française (Nouvelle-Calédonie. Iles Chesterfield, Iles Loyauté, Nouvelles-Hébrides). 1[re] partie *in* Expédition Française sur les récifs coralliens de la Nouvelle-Calédonie. Vol. cinquième; Fondation Singer-Polignac éd., Paris.

Cuif, J. P., 1974. — Recherche sur les Madréporaires du Trias. II Astraeoida — Révision des genres *Montlivaltia* et *Thecosmilia*. Études de quelques types structuraux du Trias de Turquie. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 3[e] sér., 275, Sci. Terre 40 : 293-400.

Gill, G., & J. G. Lafuste, 1971. — Madréporaires simples du Dogger d'Afghanistan : Étude sur les structures de type « *Montlivaltia* ». *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paris, n.s., **115** : 1-40 + 12 pls.

Hill, D., 1936. — The British Silurian Rugosa corals with acanthine septa. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, Ser. B, **226** : 189-217 + pls. 29, 30.

— 1981. — Rugosa and Tabulata. *In* : Treatise on Invertebrate Paleontology. Part F, Coelenterata. Supplement 1. Teicher ed. Geological Society of America, Kansas.

Leanza, H., & J. I. Garate-Zubillaga, 1983. — *Anditrigonia keideli* (Weaver) n. comb. (Trigoniidae — Bivalvia) del Jurásico médio del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires, **20** (1-2) : 95-104.

Leanza, H., E. Perez d'A. & R. Reyes, 1987. — *Scaphorella*, un nuevo género de Trigoniidae (Bivalvia) del Jurasico médio de Argentina, Chile y Estados Unidos de America. *Ameghiniana*, Buenos Aires, **24** (1-2) : 81-88.

Wang, H. C., 1950. — A revision of the Zoantharia Rugosa in the light of their minute skeletal structures. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, **611** (234) : 175-246.

Wang, H. C., & Y. He, 1985. — On the fundamental pattern of the minute skeletal structures of Rugosa corals. *Acta palaeont. sin.*, **24** (2) : 134-149 + 3 pls.

Weaver, C., 1931. — Paleontology of the Jurassic and Cretaceous of west central Argentina. *Mem. Univ. Wash.*, **1** : 1-496.

PLANCHE I

Neuquinosmilia lospozonensis gen. n., sp. n.

1 et 2 — Profil de deux exemplaires : 1, P 1294/1 MOZ; 2, P 4803/5 MOZ.
3 — a, Exemplaire cassé (P 1294/2 MOZ); b, détail du même exemplaire où sont visibles l'ornementation des faces latérales et l'endothèque qui arrive jusqu'à la cavité axiale.
4 et 5 — Sections transversales à différents niveaux d'un exemplaire (P 4803/1MOZ, holotype) montrant la distribution de l'endothèque et la réunion des bords axiaux des costoseptes — couches laminaires — dissépiments.
6 et 7 — Sections transversales en plaques minces montrant la forme des trabécules, les couches laminaires et l'extrémité axiale libre des costoseptes.

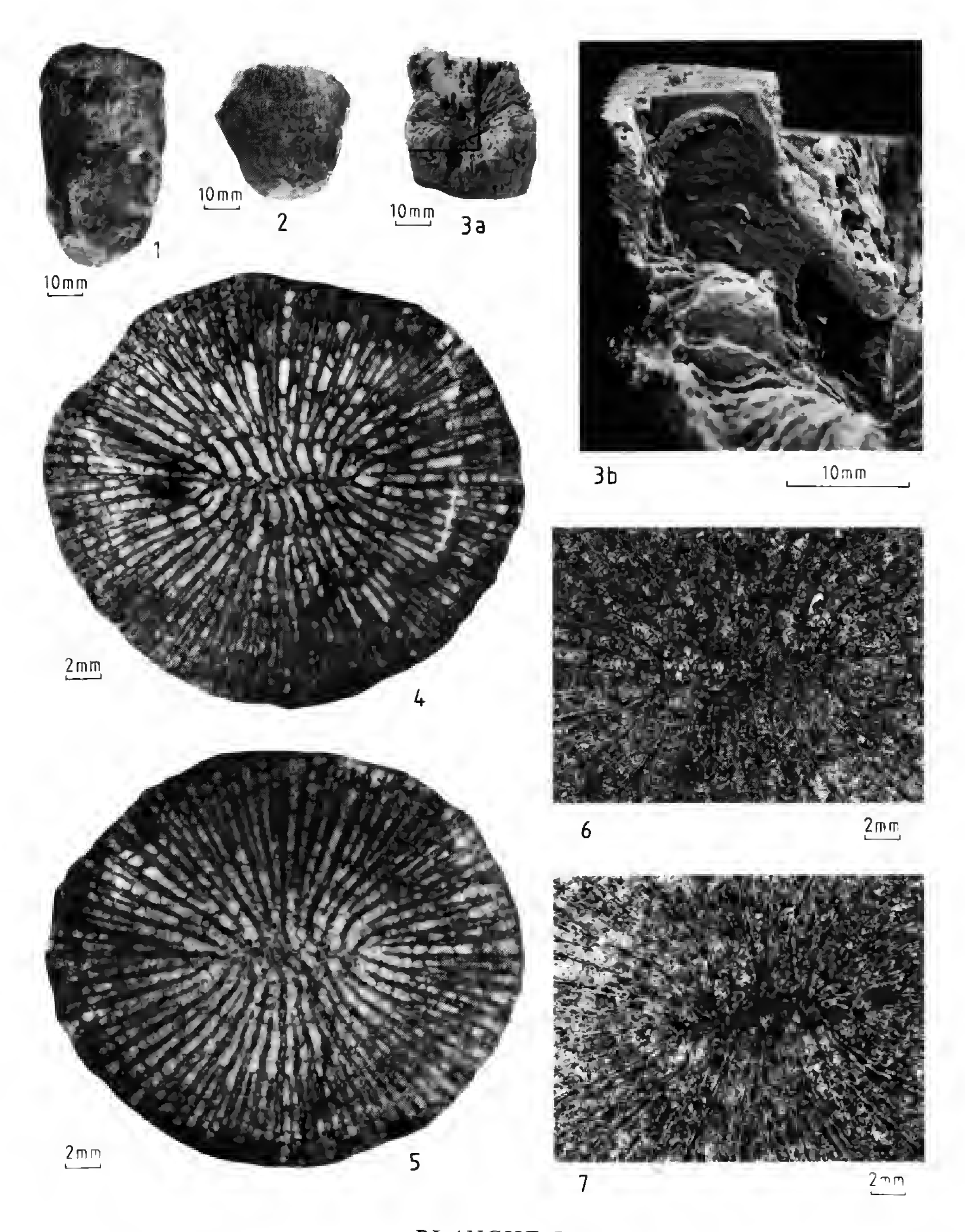


PLANCHE I

PLANCHE II

Neuquinosmilia lospozonensis gen. n., sp. n.

1 — Section transversale près de la surface calicinale montrant les granules opposés sur les faces latérales des costoseptes (P 4803/1 MOZ).

2 et 3 — Sections transversales en plaques minces à différents niveaux inférieurs à celui de la figure 1, montrant des couches laminaires qui confèrent un aspect faiblement ondulé aux surfaces latérales.

4 — Section transversale en plaque mince de trois éléments radiaires (P 4803/1 MOZ). A noter : les couches laminaires et les vestiges des centres de calcification, sous forme de taches sombres, qui confèrent un aspect granuleux aux trabécules.

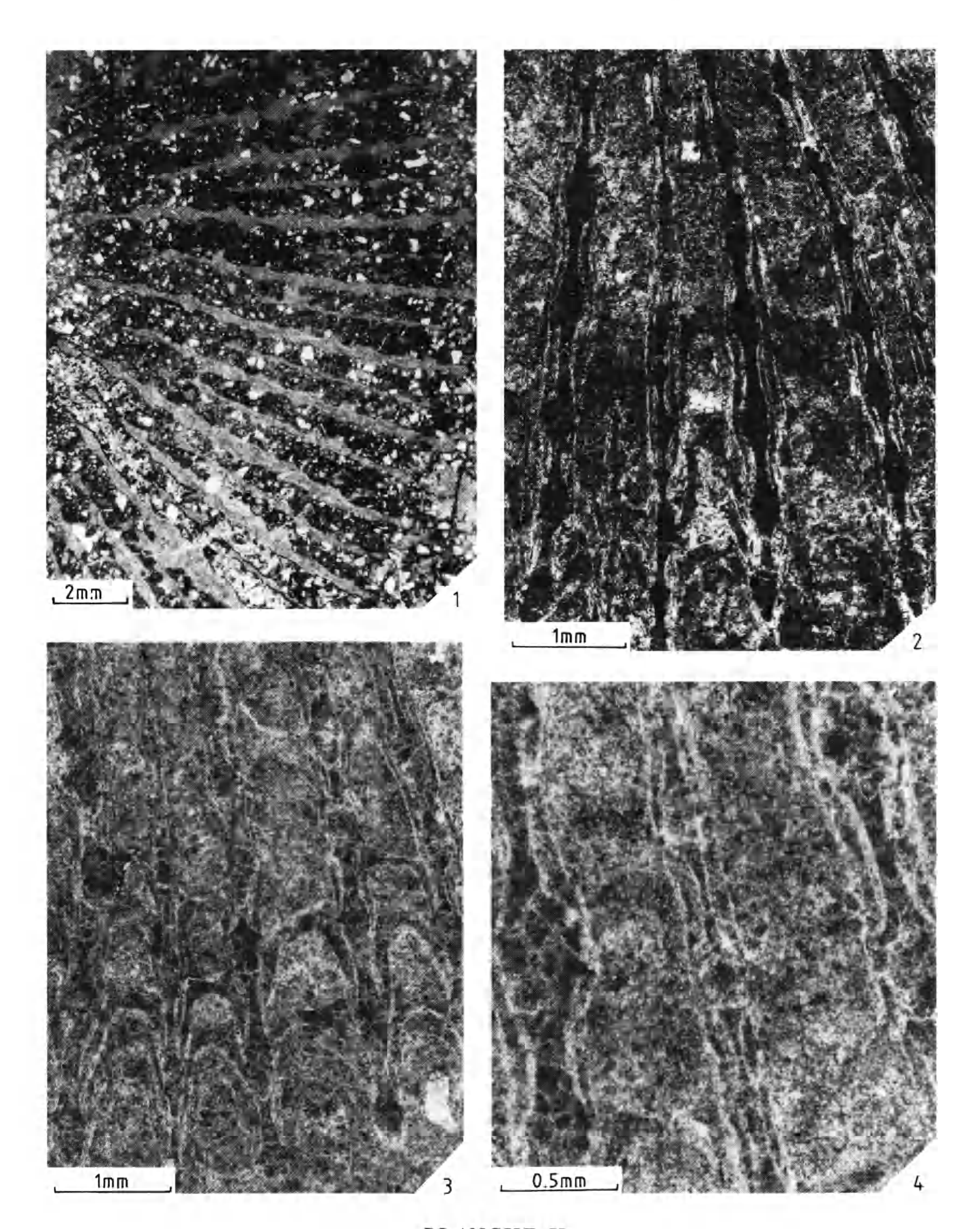


PLANCHE II

PLANCHE III

Neuquinosmilia lospozonensis gen. n., sp. n.

1 — Section longitudinale en plaque mince dans le plan médio-septal, montrant les axes trabéculaires disposés en éventail et les lignes claires en zigzag (P 4803/7 MOZ).
2 — Détail de la figure 1 montrant les vestiges des centres de calcification sous forme de taches sombres.
3 — Section transversale de deux éléments radiaires montrant les couches laminaires et les vestiges de centres de calcification. Noter les crêtes latérales.
4 — Section transversale de quelques éléments radiaires montrant des trabécules dont la section transversale ressemble à celle de *Montlivaltia delabechii* figuré par GILL & LAFUSTE (1971 : 26, fig. 15) (P 4803/9 MOZ).
5 — Détail de la figure 4 montrant les vestiges des centres de calcification sous forme de taches sombres. Noter les crêtes latérales.

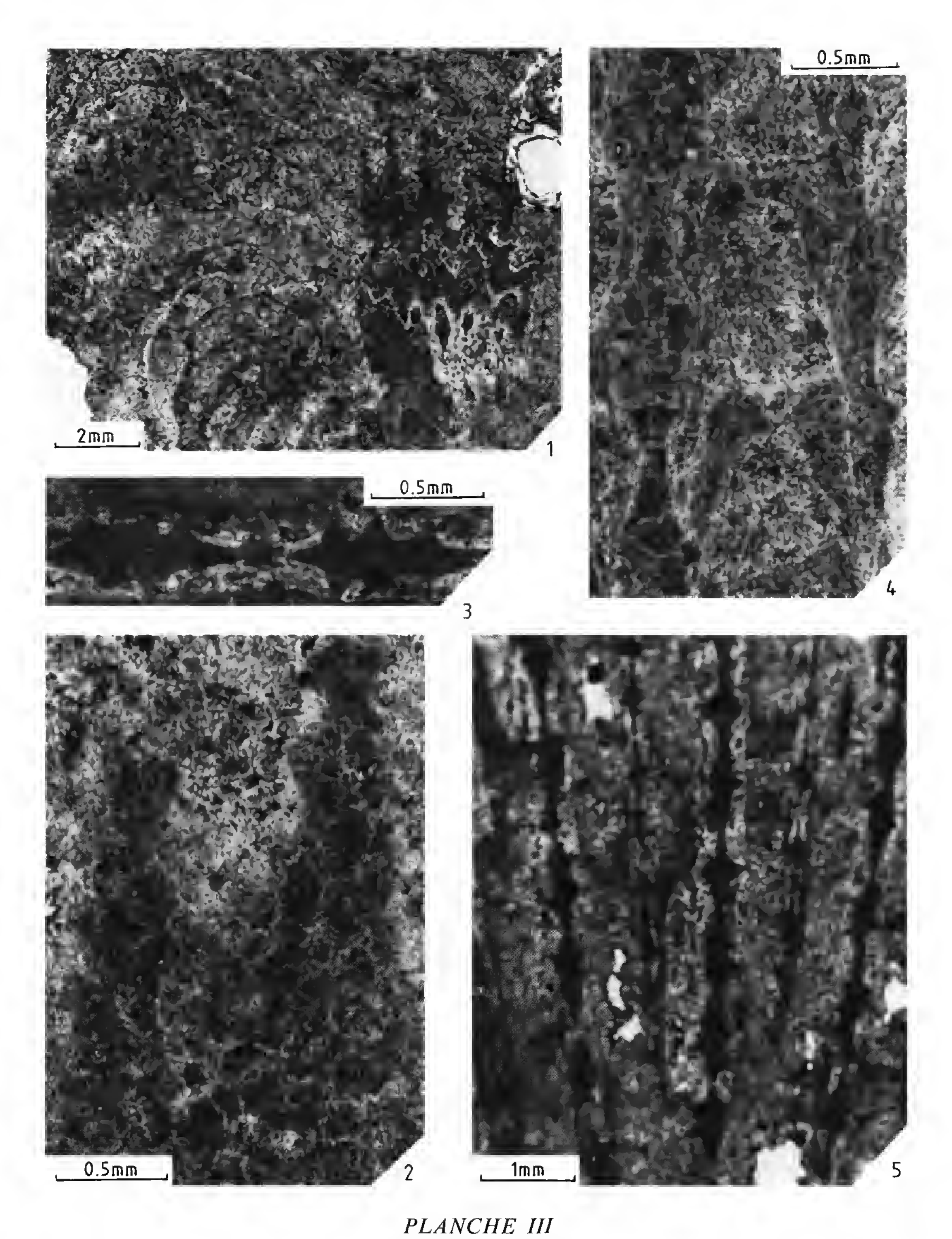


PLANCHE III

Planche IV

Neuquinosmilia lospozonensis gen. n., sp. n.

1 a, b — Un épi de blé (*Triticum* sp.) vu de deux profils différents.
2 a, b, c, e, f — Coupes transversales de l'épi de blé. Les grains présentent une disposition semblable à celle des taches sombres des trabécules représentés dans les figures 4, 5, 6, 7.
3 à 7 — Coupes transversales des éléments radiaires, montrant les couches laminaires et les vestiges des centres de calcification sous formes de taches sombres. Comparer la disposition des taches sombres avec la disposition des grains de blé vue dans la figure 2. Noter les crêtes latérales dans les figures 3, 4, 7.

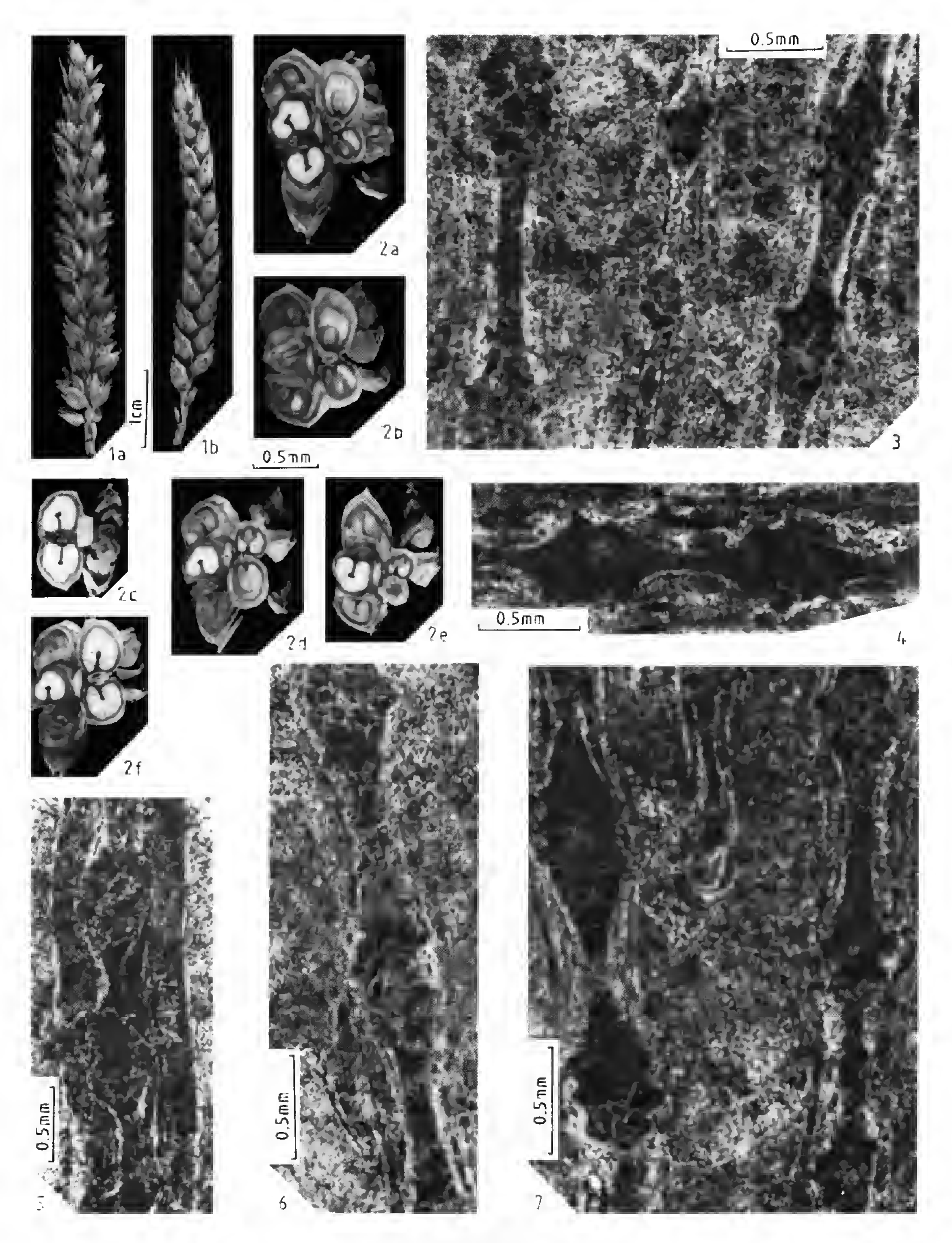


PLANCHE IV

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **13**, 1991,
section C, nᵒˢ 3-4 : 157-165.

Découverte de trois insectes fossiles dans l'Oligocène inférieur du bassin de l'Èbre (Espagne) (Odonata, Lestidae, Aeshnidae)

par Xavier MARTINEZ-DELCLOS et André NEL

Résumé. — Les auteurs décrivent les premiers insectes fossiles connus de l'Oligocène inférieur de Cervera (bassin de l'Èbre, Espagne) : un Odonata Lestidae proche de *Lestes regina* Théobald, 1937, un Aeshnidae *incertae sedis* et un *Aeshna* sp. proche de *Aeshna ollivieri* Nel, 1986.

Abstract. — We described the first fossil insects from Cervera (lower Oligocene, Ebre's bassin, Spain) : Odonata Lestidae cf. *Lestes regina* Theobald, 1937, Aesnidae *incertae sedis*, *Aeshna* sp. cf. *Aeshna ollivieri* Nel, 1986.

Resumen. —Se describen los primeros insectos fósiles conocidos del Oligoceno inferior de Cervera (Cuenca del Ebro, España) ; un odonato Lestidae cercano a *Lestes regina* Théobald, 1937, un Aeshnidae *incertae sedis* y una *Aeshna* sp. cercana a *Aeshna ollivieri* Nel, 1986.

Mots-clés. — Insecta — Odonata — Lestidae — Aeshnidae — fossiles — Oligocène inférieur — bassin de l'Èbre (Espagne).

X. MARTINEZ-DELCLOS, *Dept. Geologia dinamica, Geofisica y Paleontologia, Fac. Geologia, Zona Univ. Pedralbes, 08028 Barcelona, España.*
A. NEL, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.* Adresse personnelle : *8, avenue Gassion, 13600 La Ciotat, France.*

INTRODUCTION

Bien qu'abondamment étudiés pour leur paléoflore et leur paléofaune de Vertébrés, les gisements lacustres de l'Oligocène inférieur de la région de Cervera (bassin de l'Èbre, Espagne) n'avaient jamais livré d'insectes fossiles. Ce fait paraissait d'autant plus étonnant que de riches faunes d'insectes fossiles sont connues de gisements de nature et d'âge assez proches de la région d'Alès (Gard, France) (THÉOBALD, 1937).

Aussi, la découverte par l'un d'entre nous (M.-D. X.) de trois ailes d'Odonates en bon état et d'un élytre de Coléoptère (probablement Curculionidae, genre *Hipporhinus*?) résout cette contradiction apparente et démontre l'existence de restes d'insectes fossiles dans ces gisements.

SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET GÉOLOGIQUE

Le gisement où se trouvent les insectes fossiles étudiés est situé sur la commune de Sant Pere dels Arquells, à 6 km au sud-est de Cervera (Province de Lérida, Espagne) (fig. 1). Les

insectes n'ont pas été découverts « in situ », mais dans les déblais d'une petite carrière en cours d'exploitation.

Ce gisement fait partie de la dépression de l'Èbre. Ce bassin tertiaire se trouve dans la partie nord-est de l'Espagne. Il est limité par trois grandes chaînes de montagnes : au nord par les Pyrénées, à l'est-sud-est par les monts de Catalogne et au sud-ouest par les monts ibériques. Sa formation a commencé au cours du Paléocène et résulte de la surrection des Pyrénées. A la même époque est apparue une forte activité tectonique dans la zone nord des monts de Catalogne. La tectonique active de ces deux dernières chaînes donne lieu, pendant le Priabonien-Oligocène inférieur, à la formation d'importants reliefs qui provoquent le développement de cônes alluviaux.

Ces cônes, conglomératiques aux limites des bassins, passent progressivement à des dépôts lacustres au centre (PUIGDEFÀBREGAS *et al.*, 1986). C'est dans ce dernier type de dépôts que se trouvent les insectes étudiés ci-dessous.

Depuis la base de l'Oligocène jusqu'à la fin du Néogène, le bassin de l'Èbre a fonctionné comme une cuvette avec une sédimentation endorréique et un remplissage par des dépôts continentaux (CABRERA & SÀEZ, 1987).

Depuis les premiers travaux (FLICHE, 1906, 1908) et jusqu'à aujourd'hui (AGUSTI *et al.*, 1987; CABRERA & SÀEZ, 1987), ce gisement a été attribué à l'Oligocène inférieur. Il est localisé dans la partie supérieure de la formation « calcàries de Tàrrega » (dépôts lacustres et

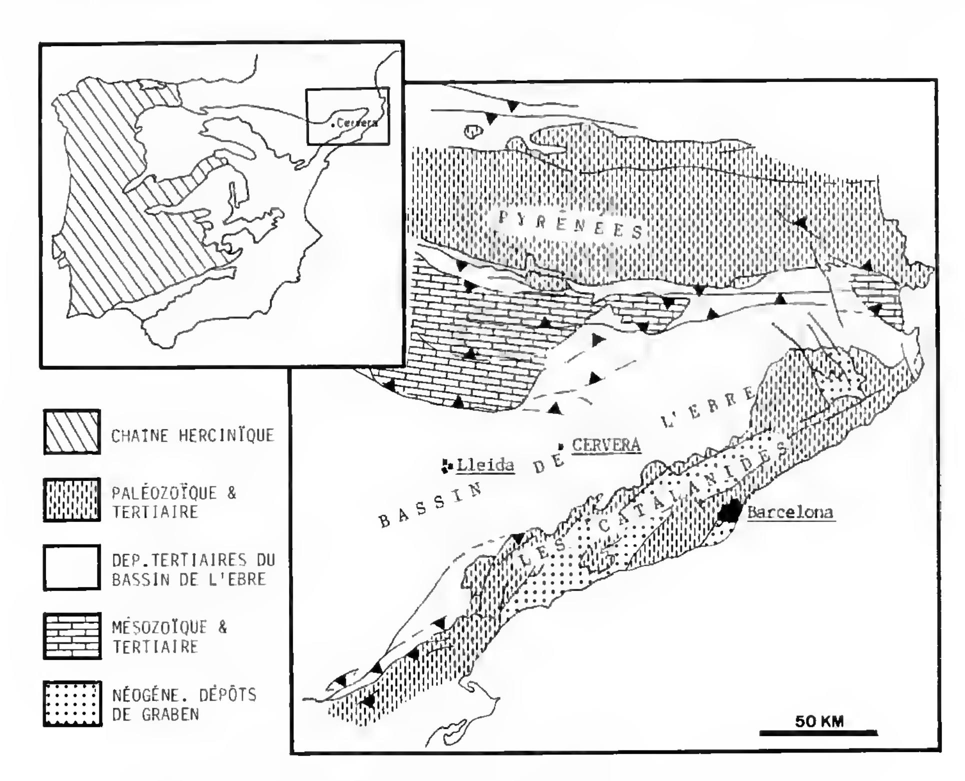


FIG. 1. — Situation géographique et géologique du bassin de Cervera.

palustres) au-dessus du Membre « La Panadella » et au-dessous du Membre « El Talladell » (Sàez, *com. pers.*) et entre la biozone de micromammifères *Theridomys calafensis* (localité-type : Calaf) et *Theridomys major* (localité-type : Tàrrega) (Cabrera, *com. pers.*).

La paléoflore des gisements oligocènes de la région de Cervera a été étudiée dès le début du siècle (Fliche, 1906, 1908). Des travaux postérieurs ont permis l'étude de nouvelles formes de feuilles, fleurs et fruits (Bataller & Depape, 1950; Depape & Brice, 1964, 1965; Fernandez, 1973).

Conditions paléoclimatiques

L'ensemble de la flore et de la faune oligocènes trouvées dans les gisements orientaux du bassin de l'Èbre, macroflore décrite par Depape & Brice (1963) puis par Fernandez (1973), palinologie étudiée par Solé & Porta (1982), crocodiles décrits par Buscalioni (1986), ainsi que la présence de séries évaporitiques non marines, nous suggèrent des conditions paléoclimatiques chaudes et arides ou semi-arides (Cabrera & Sàez, 1987).

Le climat et la végétation de la région de Cervera à l'époque de la formation de ces gisements seraient comparables à ceux des zones côtières et marécageuses actuelles des Antilles, de la Floride et de l'Indochine. Fernandez (1973) estime la moyenne thermique annuelle à 20-26° C, Depape & Brice (1965) à 25-26° C. Ces auteurs considèrent que la flore représenterait un ensemble homogène d'espèces chaudes et exotiques avec prédominance de Fougères, Sabals, Lauracées, Myricacées, Éricacées et Apocynacées tropicales.

ÉTUDE DES INSECTES FOSSILES

ODONATA

Lestidae gen. et sp. *incertae sedis*
Probablement *Lestes* sp. proche de *Lestes regina* Théobald, 1937

Spécimen n° C-2.866-PA (coll. J. E. Gómez-Pallerola), déposé au Musée de « l'Institut d'Estudis Ilerdencis de Lleida (Espagne ».

Présentation : Empreinte et contre-empreinte d'une aile isolée dont l'extrême base est cassée. Elle est apparemment hyaline. Le ptérostigma est brun rougeâtre. Nous ignorons si cette coloration est celle de l'animal ou si elle est due à la fossilisation.

Description (fig. 2 et 5)

La nervuration de cette aile est celle d'un Lestidae. Longueur de la partie conservée : 20,5 mm; longueur totale probable : 22 mm environ; largeur : 4,7 mm; largeur au niveau du nodus : 3,8 mm. Ptérostigma long de 2,1 mm, large de 0,6 mm, couvrant trois cellules, embrassé. Cellule discoïdale large, semblable à celle d'un *Lestes* : longueur de son côté

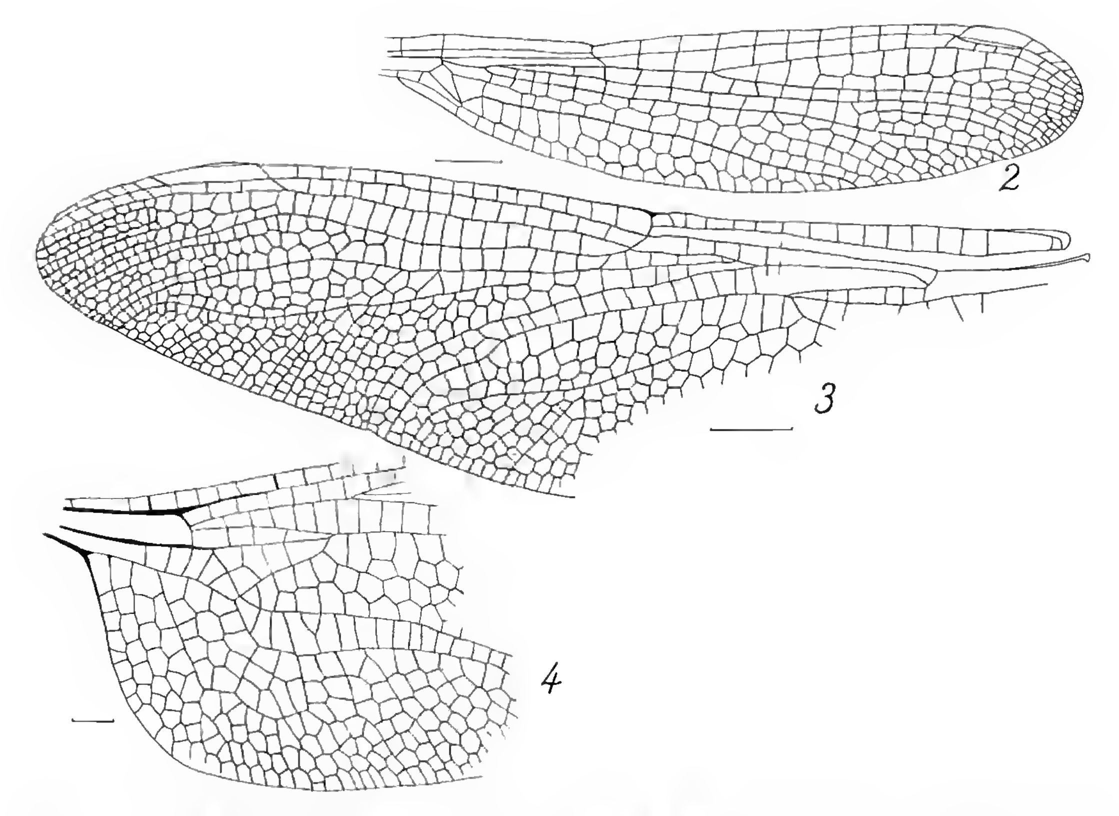


FIG. 2-4. — 2, Schéma de l'aile du spécimen n° C-2.866-PA, Lestidae gen. et sp. *incertae sedis* (échelle = 2 mm). 3, Schéma de l'aile du spécimen n° C-2.868-PA, Aeshnidae, *Aeshna* sp. *incertae sedis* (échelle = 4 mm). 4, Schéma de l'aile du spécimen n° C-2.867-PA, Aeshnidae gen. et sp. *incertae sedis* (échelle = 2 mm).

proximal : 0,45 mm ; de son côté distal : 0,8 mm ; de son côté costal : 0,4 mm ; de son côté ventral : 1,2 mm. Deux anténodales, distantes de 1,1 mm : la seconde est située exactement sur le niveau de l'arculus. Dix postnodales. La nervure anale se sépare du bord ventral exactement au niveau de la nervure transverse Ac. Il semble qu'il existe une nervure transverse anormale dans l'espace sous-discoïdal entre Ac et la cellule discoïdale. Écart entre la nervure anale et le bord ventral de l'aile : 0,6 mm. Un seul rang de cellules entre l'anale et le bord ventral de l'aile. Un rang supplémentaire de sept cellules entre Cu et A. Écart entre Cu et le bord ventral de l'aile : 1,5 mm. Un puis deux rangs de cellules entre M et Cu. Quatre rangs de cellules entre M et R_{4+5} au bord de l'aile. Un puis trois rangs de cellules entre R_{4+5} et IR_3. R_{4+5} et IR_3 naissent entre le nodus et l'arculus. R_{4+5} naît à 1,15 mm de l'arculus et à 3,1 mm du nodus. IR_3 naît à 1,4 mm de l'arculus et à 2,85 mm du nodus. Distance du nodus à l'arculus : 4,25 mm. Distance du nodus au ptérostigma : 10,6 mm ; distance du nodus à l'apex : 14,2 mm ; R_3 naît à 3,6 mm du nodus, au niveau de la troisième postnodale. Présence de la nervure oblique O entre R_3 et IR_3 (notation SCHMIDT, 1958). IR_2 naît à 6,6 mm du nodus, au niveau de la sixième nervure postnodale.

Discussion

Ce fossile doit être rapproché des Lestidae (présence de la nervure O, IR_3 et R_{4+5} naissant entre le nodus et l'arculus, cellule discoïdale typique d'un *Lestes*). Le fait qu'il s'agisse d'une aile isolée nous empêche de l'attribuer de façon certaine à la sous-famille Lestinae plutôt qu'à la sous-famille Sympecmatinae. Il est en effet impossible d'établir si les cellules discoïdales des quatre ailes de cette Libellule étaient identiques. Il est néanmoins possible de remarquer que toutes les structures et les dimensions de cette aile sont pratiquement identiques à celles du néotype de *Lestes regina* Théobald, 1937 (spécimen C6, collection du Muséum d'Histoire naturelle de Marseille, Éocène supérieur, Ludien supérieur, Célas près d'Alès, Gard, France) (Nel, *sous presse*). Les seules différences appréciables entre ces fossiles sont la distance du nodus à l'arculus (4,25 mm chez le spécimen d'Espagne contre 3,75 mm chez le spécimen C6, soit une variation de 12,5 %) et l'écart entre la nervure anale et le bord ventral de l'aile (0,6 mm chez le spécimen d'Espagne contre 0,45 chez le spécimen C6, soit une variation de 28,57 %). Les autres dimensions subissent des écarts de moins de 5 % entre ces deux fossiles. Il est bien entendu, pour l'instant, pratiquement impossible de déterminer avec certitude si ces deux différences sont dues à la variabilité intraspécifique ou non.

En conclusion, dans la mesure où ce fossile peut être rapproché des *Lestes*, il doit être attribué à la lignée *Lestes regina* et des autres *Lestes* fossiles caractérisés par une rangée supplémentaire de cellules entre Cu et le bord ventral de l'aile comme *Lestes ceresti* Nel & Papazian, 1985, ou *Lestes aquisextana* Nel, 1985 (Nel, *sous presse*). Ce fossile tend à démontrer que ce groupe de *Lestes*, présent dans le Paléogène d'Allemagne et de France, existe aussi dans l'Oligocène d'Espagne.

Famille Aeshnidae

Aeshna sp. *incertae sedis*
Proche de *Aeshna ollivieri* Nel, 1986

Spécimen n° C-2.868-PA et C-2.868-PB (empreinte et contre-empreinte), (coll. J. Erill-Rey), Musée de « l'Institut d'Estudis Ilerdencis de Lleida ».

Présentation : Empreinte et contre-empreinte d'une aile postérieure dont les champs cubital et anal manquent. Aucune trace de coloration n'est conservée.

Description (fig. 3 et 6)

Longueur totale de l'aile : 45,2 mm ; largeur sous le niveau du nodus : 12,4 mm ; largeur probable : 16 mm environ. Espace médian libre, espaces sous-médian et hypertrigonal réticulés. Cellule discoïdale réticulée. Longueur du côté costal de la cellule discoïdale : 5 mm environ. Une Mspl et une Rspl présentes. Quatre rangées de cellules sont présentes entre Mspl et M ainsi qu'entre Rspl et IR_3. Quatre nervures Bqs. Distance du nodus à l'arculus : 13 mm, du nodus à l'apex : 27 mm, de l'arculus à la naissance de R_{4+5} : 7,5 mm. Longueur du

ptérostigma : 5,1 mm, largeur : 0,8 mm. Le ptérostigma recouvre trois cellules et est embrassé. Quatorze nervures postnodales et treize anténodales. Les anténodales principales, à cause d'un défaut de conservation, sont peu distinctes des autres anténodales. Il existe une branche supérieure de IR_3 qui est embryonnaire à sa base mais bien définie apicalement, semblable à celle de *Aeshna coerulea* (Stromberg, 1783). M présente une cassure nette peu après le niveau du nodus, avec une transversale qui rejoint R_{4+5} et un net affaiblissement distal de M. Un puis deux rangs de cellules entre M et R_{4+5}. Le champ post-discoïdal est très large (aile postérieure). R_3 ne présente aucun coude prononcé sous le nodus. La nervure IR_2 est bien développée.

Discussion

Les structures des nervures R_3, IR_2, M, Rspl et Mspl, des espaces médian, sous-médian, hypertrigonal et discoïdal et surtout la présence d'une branche supérieure de IR_3 embryonnaire nous permettent de rapprocher cette aile du genre *Aeshna* et plus particulièrement de *A. coerulea*, *A. septentrionalis*, *A. sitchensis* (actuels) et *A. ollivieri* Nel (fossile). Comme pour *A. ollivieri* de l'Oligocène supérieur de Céreste (Vaucluse, France), cette aile ne diffère de celle d'un *Oplonaeschna* Selys, 1883 (Gomphaeschnini) que par la présence de cette division nette de IR_3 (Nel, 1986, *sous presse*). Bien qu'il soit très probable que cette aile appartienne à une espèce différente de *A. ollivieri* (ne serait-ce que par sa taille beaucoup plus grande : 45,2 mm de long contre 39 mm pour *A. ollivieri*), le manque de fossiles permettant d'estimer la variabilité intraspécifique chez ces espèces d'Odonates et le fait que *A. ollivieri* ne soit connu que par une aile antérieure (difficilement comparable avec une aile postérieure) nous interdisent pour l'instant de nommer ce fossile et de l'attribuer à une espèce nouvelle.

Aeshnidae gen. et sp. *incertae sedis*

Spécimen n° C-2.867-PA (coll. J. E. Gómez-Pallerola), déposé au Musée de « l'Institut d'Estudis Ilerdencis de Lleida ».

Présentation : Contre-empreinte de la base d'une aile postérieure dont le champ entre les nervures Sc et C manque. L'aile est hyaline, sans trace de coloration.

Description (fig. 4 et 7)

Longueur de la partie conservée : 21,5 mm; largeur de l'aile : 16,5 mm. Espace médian libre, espaces sous-médian et hypertrigonal réticulés. Triangle discoïdal divisé en cinq cellules. Son côté ventral présente une nette cassure dans sa partie apicale. Il est long de 5 mm; longueur du côté proximal : 2,5 mm, du côté costal : 5,5 mm. Secteurs de l'arculus nettement séparés à leur origine. Longueur du côté costal de l'arculus : 0,95 mm, du côté ventral : 0,8 mm. Distance de l'arculus au point de naissance de R_{4+5} : 7,8 mm. Distance de l'arculus à la première anténodale principale : 0,7 mm. Écart entre les deux anténodales principales : 6 mm. Quatre anténodales secondaires sont présentes entre les principales. Une anténodale

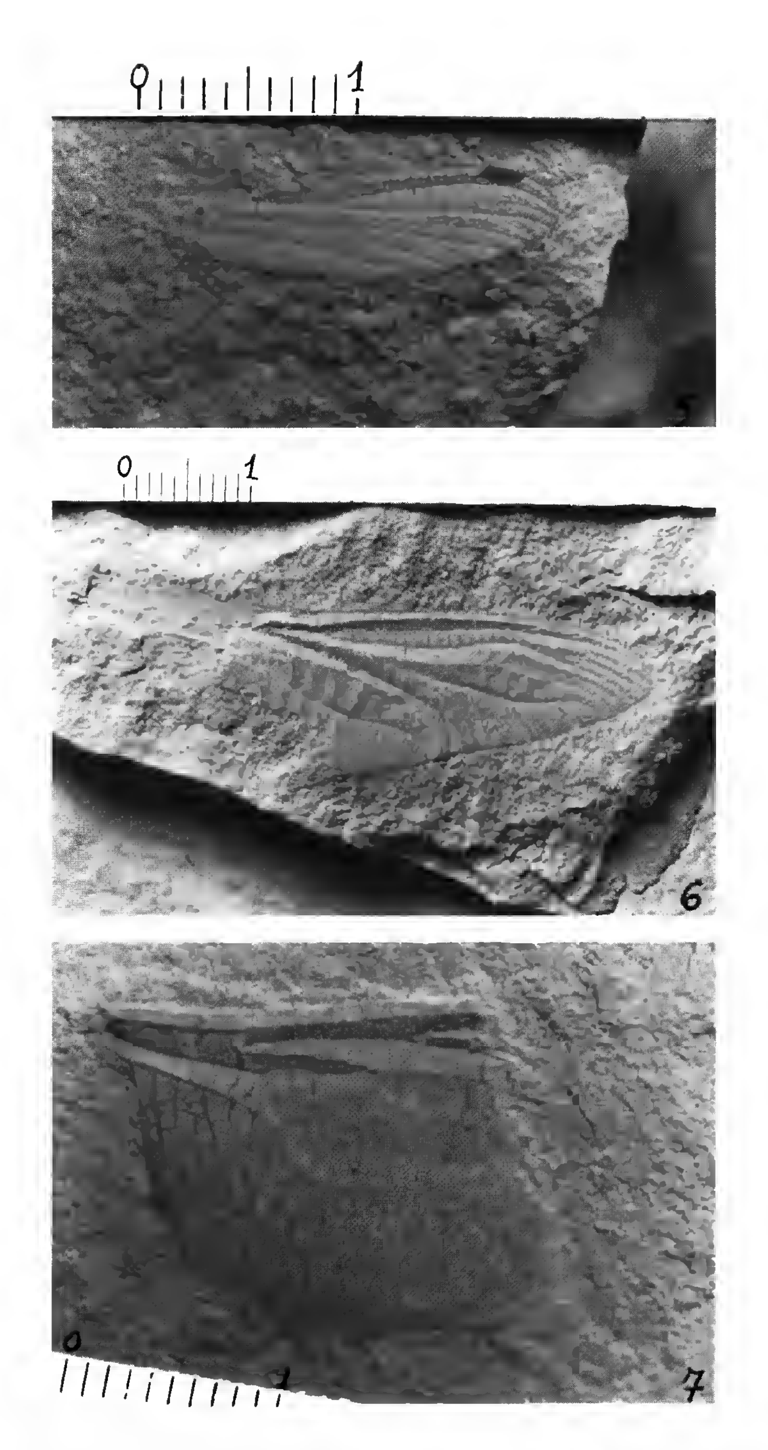


FIG. 5-7. — 5, Lestidae gen. et sp. *incertae sedis*, spécimen n° C-2.866-PA. 6, *Aeshna* sp. *incertae sedis*, spécimen n° C-2.868-PB. 7, Aeshnidae gen. et sp. *incertae sedis*, spécimen n° C-2.867-PA. (Clichés X. MARTINEZ-DELCLOS.)

secondaire se trouve en avant de la première anténodale principale (sans compter la première anténodale de l'extrême base de l'aile). Douze anténodales sont visibles dans la partie conservée. Champ anal très large. Distance de l'angle ventral du triangle discoïdal au bord ventral de l'aile : 8,7 mm. Boucle anale longue mais peu large, bien définie (longueur : 6,7 mm, largeur : 3,3 mm) avec treize cellules. Boucle sous-anale de forme pentagonale aussi large que longue (longueur : 3,5 mm, largeur : 3,3 mm), petite mais bien définie, contenant sept cellules. Le champ anal entre A et Cu ne contient qu'un seul rang de cellules. Champ postdiscoïdal large de trois rangs de cellules à sa base. La nervure Mspl est bien définie. Le bord ventral de l'aile est arrondi.

Discussion

Cette aile est celle d'un Aeshnidae. Son état très fragmentaire nous interdit toute attribution générique voire au niveau de la tribu (non conservation des nervures R_3, IR_3, M...). Il est impossible de l'attribuer avec certitude à la même espèce que le spécimen précédent bien que les parties comparables de ces deux ailes aient presque les mêmes dimensions.

Cette aile est pourtant très probablement une espèce inédite qui pourrait être caractérisée en partie par sa boucle sous-anale aussi longue que large.

Conclusion

L'état fragmentaire de ces trois fossiles nous a interdit de les attribuer de façon très précise. Ils démontrent néanmoins que la faune odonatologique de l'Oligocène inférieur d'Espagne semble très proche de celle de l'Oligocène de France.

Ils prouvent surtout qu'il est possible de découvrir, avec un peu d'attention, des insectes fossiles en bon état de conservation dans le bassin de Cervera où ils n'avaient jamais été signalés.

La découverte de nouveaux insectes permettra certainement d'affiner considérablement nos connaissances concernant le paléoclimat et la paléoécologie de ce bassin.

Remerciements

Nous remercions les Drs P. Anadon, de l'Institut de Géologie « Jaume Almera », L. Cabrera et A. Sáez, de la Faculté de Géologie de Barcelone, pour leurs précieux renseignements concernant la stratigraphie de ce bassin.

Nous remercions également très vivement MM. J. E. Gómez-Pallerola et J. Erill-Rey pour nous avoir permis l'étude de ces fossiles.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGUSTÍ, J., P. ANADÓN, S. ARBIOL, L. CABRERA, F. COLOMBO and A. SÁEZ, 1987. — Biostratigraphical characteristics of the Oligocene sequences of North-Eastern Spain (Ebro and Campins Basins). *Münch. Geowiss. Abh.*, A, **10** : 35-42.

BATALLER, J. R., et G. DEPAPE, 1950. — Flore oligocène de Cervera (Catalogne). *Anal. Esc. Perit. agricol. espec. Agrop. Serv. Téc. Agricult.*, **9** : 1-60.

CABRERA, L., and A. SÁEZ, 1987. — Coal deposition in carbonate-rich shallow lacustrine systems : the Calaf and Mequinenza sequences (Oligocene, eastern Ebro Basin, NE Spain). *J. geol. Soc. Lond.*, **144** : 451-461.

BUSCALIONI, A. D., 1986. — Los Crocodilos fosiles del registro Espanol. Paleontol. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid. 363 p.

DEPAPE, G., et D. BRICE, 1964. — Sur la présence du genre *Rhus* (Sumac) dans la flore oligocène de Cervera (Catalogne). *C. r. Acad. Sci., Paris*, **259** : 2484-2485.

DEPAPE, G., et D. BRICE, 1965. — La flore oligocène de Cervera (Catalogne). Données complémentaires. *Ann. Soc. géol. Nord*, **85** : 111-117.

FERNANDEZ, M. T., 1973. — Estudio paleontológico y revisión sistemática de la flora fósil del oligoceno español. Tesis Doctoral, *Publ. Fac. Cien. Univ. Compl. Madrid*, A, **152** : 1-177.

FLICHE, P., 1906. — Note sur quelques végétaux fossiles de la Catalogne. *Butll. Inst. catal. Hist. nat.*, **6** (6-9) : 115-133.

— 1908. — Nouvelle note sur quelques végétaux fossiles de la Catalogne. *Butll. Inst. catal. Hist. nat.*, **8** (7) : 77-87.

NEL, A., 1986. — Sur la présence du genre *Aeshna* Fabricius, 1775, dans les calcaires stampiens de Céreste (Odonata, Aeshnidae). *L'Entomologiste*, **42** (4) : 195-198.

— *Sous presse.* — Les Odonates fossiles. Un essai de révision critique (Odonata, Zygoptera, Anisoptera, Anisozygoptera).

PUIGDEFÁBREGAS, C., J. MUÑOZ and M. MARZO 1986. — Thrust belt development in the Easterns Pyrenees and related depositional sequences in the Southern foreland Basin. *In* : Ph. ALLEN & P. HOMEWOOD (Eds.), Foreland Basins. *Spec. Publ. of I.A.S.*, **8** : 319-336.

SOLÉ, N., y J. PORTA, 1982. — Contribución a la palinología del Oligoceno en la región de Calaf (Barcelona). *Act. Geol. Hispán.*, **14** : 351-353.

THÉOBALD, N., 1937. — Les Insectes fossiles des terrains oligocènes de France. *Mém. Soc. Sci. Nancy*, année 1937 : 1-473, pl. I-XXIX.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **13**, 1991,
section C, nos 3-4 : 167-175.

Sur la présence du genre *Palaeorutilus* Gaudant (Poissons téléostéens, Cyprinidae) dans l'Oligocène supérieur de Nissan-lez-Ensérune (Hérault)

par Jean GAUDANT

Résumé. — La présence de poissons Cyprinidae est signalée dans les « calcaires lacustres de Nissan » (Hérault), d'âge Oligocène supérieur. Leurs principaux caractères anatomiques et méristiques conduisent à les décrire comme *Palaeorutilus* cf. *papyraceus* (Bronn) car ils ne diffèrent pas de manière significative de l'espèce-type du genre *Palaeorutilus* Gaudant, de l'Oligocène supérieur de Rott (Allemagne).

Abstract. — The occurrence of Cyprinid fishes is reported from the "calcaires lacustres de Nissan" (Hérault, France), which are Upper Oligocene in age. Their main anatomical and meristic characters lead one to describe them as *Palaeorutilus* cf. *papyraceus* (Bronn), as they do not differ significantly from the type-species of the genus *Palaeorutilus*, from the Upper Oligocene of Rott (Germany).

J. GAUDANT, *17, rue du Docteur Magnan, 75013 Paris.*

INTRODUCTION

Il y a quelques années, lors d'une visite au Musée d'Histoire naturelle de Béziers, notre attention fut attirée par un poisson fossile provenant des environs de Nissan-lez-Ensérune, à une dizaine de kilomètres au sud-ouest de Béziers (Hérault). Grâce aux informations recueillies par Mme C. LAPEYRE, Conservateur de ce musée, il fut possible de localiser avec précision l'origine de ce fossile et de découvrir deux nouveaux spécimens dans des blocs remaniés par l'un des ruisseaux qui drainent la plaine de Marignan, à environ 1,5 km au sud-sud-est du bourg de Nissan-lez-Ensérune (fig. 1). Ces fossiles sont conservés dans des marnes en plaquettes beiges très finement litées qui semblent alterner avec des calcaires plus massifs dans lesquels s'observent des restes de végétaux. Ces faciès constituent les « calcaires lacustres de Nissan » rapportés à l'Oligocène supérieur (Chattien), comme l'indique la présence du Gastéropode *Wenzia* (nec *Caseolus*) *ramondi* (Brongniart) à la base de cette série (BERGER *et al.*, 1982).

DESCRIPTION ANATOMIQUE

Les deux spécimens décrits dans cet article sont de petite taille puisque leur longueur standard n'excède pas 32,5 mm. Cependant, sur le spécimen conservé au Musée d'Histoire

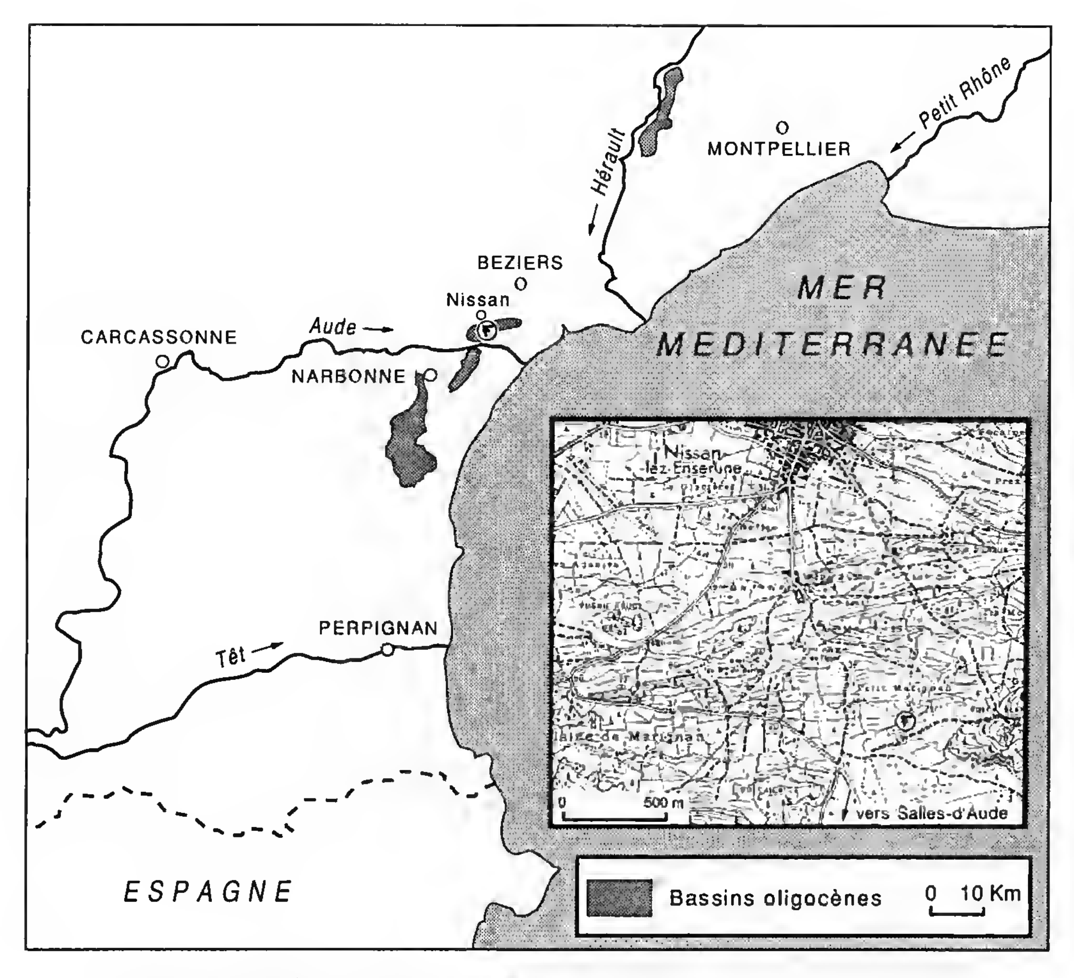


Fig. 1. — Localisation du gisement fossilifère oligocène de Nissan-lez-Ensérune (Hérault).

naturelle de Béziers, cette dimension atteint 59 mm. Le corps est allongé : sa hauteur maximale représente environ 1/5 de la longueur standard. La tête, relativement grande, constitue entre 1/4 et 1/3 de cette même dimension.

Les mensurations des deux spécimens conservés à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, sont consignées dans le tableau 1.

La tête

L'anatomie céphalique demeure très incomplètement connue. Le spécimen MNHNP 1990-5-1 permet toutefois d'observer le toit crânien où l'on distingue les frontaux (*Fr*), très développés, traversés par le canal supraorbitaire qui émet en arrière de l'orbite une commissure

Tableau 1. — Mensurations en millimètres de deux spécimens de *Palaeorutilus* cf. *papyraceus* (Bronn) provenant de l'Oligocène de Nissan-lez-Ensérune (Hérault).

	MNHNP 1990-5-1	MNHNP 1990-5-2
Longueur totale	38,5	38,5
Longueur standard	32,5	31,5
Hauteur maximale	6	5,5
Longueur de la tête	10	9
Distance anté-dorsale	18	18
Distance anté-anale	22,5	22,5
Distance anté-pectorale	10	9,5
Distance anté-pelvienne	16,5	16
Longueur de la dorsale	5	5,5
Longueur de l'anale	5	4
Longueur des pectorales	4 env.	4,5
Longueur des pelviennes	4	4
Longueur basale de la dorsale	3 env.	2,5 env.
Longueur basale de l'anale	2,5 env.	2,5 env.
Longueur du pédicule caudal	6,5	6
Hauteur du pédicule caudal	3,5	3

transverse dirigée vers le plan sagittal. En arrière des frontaux prennent place les pariétaux (*Pa*), relativement courts, flanqués par les dermoptérotiques.

L'orbite est relativement grande puisque son diamètre horizontal égale approximativement le tiers de la longueur de la tête. Elle est traversée par le parasphénoïde qui s'abaisse légèrement vers l'arrière. Rien ne subsiste de la série infraorbitaire.

Le carré (*Q*) est l'os le mieux conservé de la région ptérygo-carrée. Dans sa dépression postérieure s'engage le symplectique, au-dessus et en arrière duquel on distingue les restes du métaptérygoïde.

L'ouverture buccale est très oblique. Le bord oral de la mâchoire supérieure est constitué uniquement par le prémaxillaire qui est dépourvu de dents. Le maxillaire est incomplètement visible sur le spécimen MNHNP 1990-5-1, sur lequel on reconnaît cependant le processus postmaxillaire qui présente une forme arrondie. Bien que son articulation avec le carré prenne approximativement place sur la verticale passant par le bord antérieur de l'orbite, la mandibule est relativement grande puisque sa longueur n'est qu'à peine inférieure à la moitié de celle de la tête. Le dentaire (*Dent*), dont la région symphysaire est recourbée vers le bas, est caractérisé par la possession d'un processus coronoïde très marqué qui fait suite à une partie antérieure relativement basse. Le pore symphysaire est visible à l'extrémité antérieure du canal mandibulaire.

Le préopercule (*Pop*) est un os falciforme caractérisé par son contour postéro-ventral régulièrement arrondi. Le grand développement de sa branche horizontale a pour effet de reporter l'articulation de la mandibule sous le bord antérieur de l'orbite.

De la région operculaire, seul l'opercule (*Op*) est relativement bien conservé, bien que son contour dorsal ne soit pas visible. On a pu toutefois observer que son bord antérieur subrectiligne est surmonté par un angle antéro-dorsal saillant et que l'angle antéro-ventral de l'os mesure approximativement 50°.

Seule la partie ventrale de l'arc hyoïde a laissé une empreinte distincte sur le spécimen MNHNP 1990-5-1. On y reconnaît une partie du cératohyal distal, les deux hypohyaux et le glossohyal. Trois rayons branchiostèges (*R. br.*) sont également visibles.

Un os pharyngien est partiellement conservé contre la partie postérieure de l'opercule du spécimen MNHNP 1990-5-1 (fig. 2; pl. 1, 2). On en distingue la branche horizontale et la base de la branche ascendante. Cet os porte une rangée de cinq dents pharyngiennes du type « en crochet » (« *Hakenzahn* » de RUTTE). A la dent la plus antérieure (notée *5* par RUTTE), de forme grossièrement conique, fait suite une dent sensiblement plus grande (notée *4*), caractérisée par la possession d'une aréa masticatrice (« *Kaufläche* ») très développée qui détermine avec l'axe longitudinal de la dent un angle d'environ 35°. L'aréa masticatrice est limitée par une arête principale lisse, dépourvue de tubercules. Les dents suivantes (notées *3* et *2*) ne diffèrent pas sensiblement de la précédente, bien que l'angle formé par leur aréa masticatrice avec leur axe longitudinal soit sensiblement plus important (50 à 60°). Enfin, la dent postérieure (notée *1*), de taille plus réduite, n'est pas observable dans de bonnes conditions.

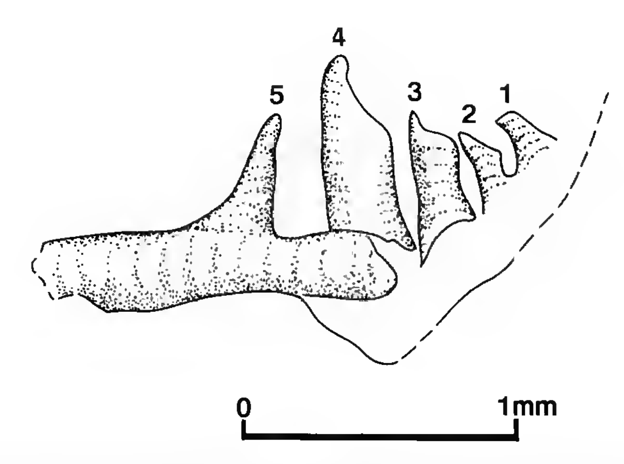


FIG. 2. — *Palaeorutilus* cf. *papyraceus* (Bronn). Os pharyngien droit du spécimen MNHNP 1990-5-1, conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Les chiffres 1 à 5 renvoient au système de notation proposé par RUTTE (1962).

Le corps

La colonne vertébrale se compose de 36 à 38 vertèbres (y compris celles constituant l'appareil de Weber), qui se décomposent en 14 à 16 abdominales libres et 17 ou 18 postabdominales. Les vertèbres possèdent toutes des centra sensiblement allongés qui supportent des neurapophyses et des hémapophyses allongées dont les extrémités distales prennent place entre les 2/3 et les 3/4 de la distance séparant les régions dorsale et ventrale des centra, respectivement des lignes dorsale et ventrale du corps.

Des *epineuralia* sont visibles tout le long de la colonne vertébrale, tandis que les *epipleuralia* sont limités à la région postabdominale. Les côtes pleurales, au nombre de 13 à 15

paires, sont longues et robustes. Leur extrémité distale atteint pratiquement le bord ventral de la cavité abdominale. Toutefois, les côtes situées en arrière des nageoires pelviennes deviennent progressivement à la fois plus courtes et plus grêles.

La nageoire caudale, profondément fourchue, est composée de 19 rayons principaux, dont 17 à la fois articulés et bifurqués, auxquels s'ajoutent, dorsalement et ventralement, respectivement 7 à 10 et 7 ou 8 rayons marginaux. Le squelette caudal axial (fig. 3) se compose de trois éléments : le complexe uro-terminal (*PU 1 + U 1*) et deux vertèbres préurales libres (*PU 2* et *PU 3*). Le complexe uro-terminal est prolongé postérieurement par un uroneural qui détermine un angle d'environ 135° avec l'axe de la colonne vertébrale. Ventralement, le complexe uro-terminal supporte le parhypural (*PHy*) accolé à l'hypural antérieur (*Hy 1*). Au-dessus de celui-ci prend place le second hypural (*Hy 2*), long et étroit, dont la région proximale est fusionnée au complexe uro-terminal. Les trois derniers hypuraux (*Hy 3* à *Hy 6*), subtriangulaires, s'articulent avec le bord ventral de l'uroneural. Dorsalement, le complexe uro-terminal est surmonté par l'arc neural, relativement court et aplati dans le plan sagittal, du dernier centrum préural (*PU 1*). Un épural unique (*Ep*) lui fait suite distalement. Les deux

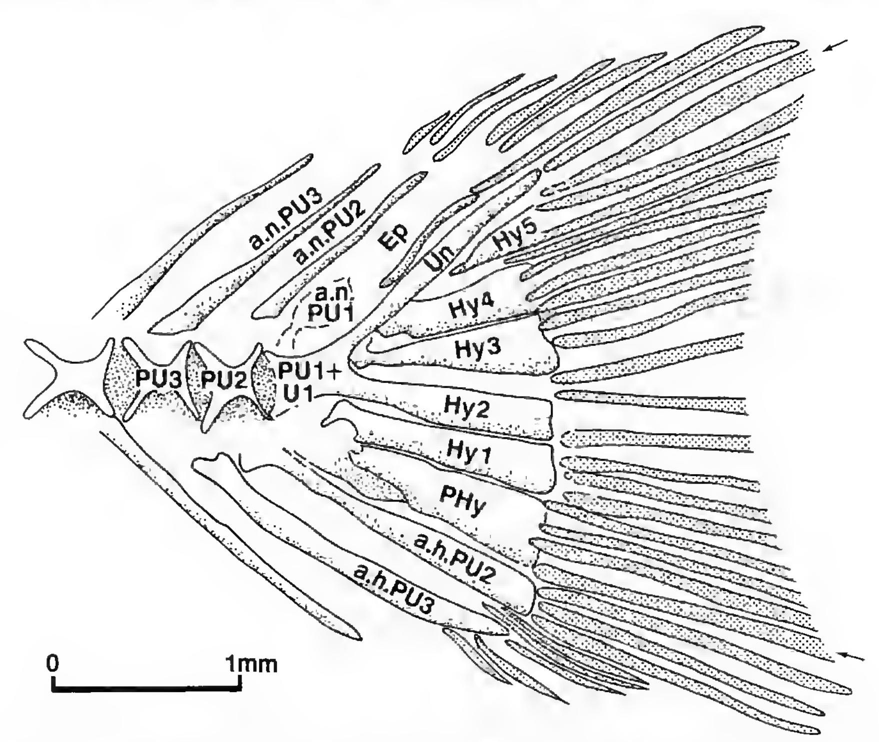


FIG. 3. — *Palaeorutilus* cf. *papyraceus* (Bronn). Squelette caudal axial du spécimen MNHNP 1990-5-1, conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

a.h. PU 2 : apophyse hémale de la première vertèbre préurale libre ; *a.h. PU 3* : apophyse hémale de la seconde vertèbre préurale libre ; *a.n. PU 1* : arc neural porté par le complexe uro-terminal ; *a.n. PU 2* : apophyse neurale de la première vertèbre préurale libre ; *a.n. PU 3* : apophyse neurale de la seconde vertèbre préurale libre ; *Ep* : épural ; *Hy 1* à *Hy 5* : hypuraux ; *PHy* : parhypural ; *PU 1 + U 1* : complexe uro-terminal ; *PU 2* : première vertèbre préurale libre ; *PU 3* : seconde vertèbre préurale libre ; *Un* : uroneural.

Les flèches désignent les rayons principaux non bifurqués de chaque lobe.

centra préuraux libres portent, dorsalement et ventralement, des neurapophyses (*a.n. PU 2*, *a.n. PU 3*) et des hémapophyses (*a.h. PU 2*, *a.h. PU 3*) très longues qui supportent les rayons marginaux dorsaux et ventraux de la nageoire caudale.

La nageoire dorsale débute légèrement en arrière du milieu du corps, mesuré de la pointe du museau au bord postérieur des hypuraux. Elle débute par deux courts rayons auxquels fait suite un long rayon articulé non bifurqué qui est le plus long de la nageoire et dont la longueur est égale ou légèrement inférieure à la hauteur maximale du corps. En arrière, prennent place 7 ou 8 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués dont la longueur diminue progressivement. L'endosquelette de la nageoire dorsale comporte 9 axonostes proximaux allongés en forme de baguettes effilées. Seuls les premiers d'entre eux ont leur extrémité proximale qui s'intercale entre les extrémités distales des neurapophyses correspondantes.

La nageoire anale débute un peu en arrière de la verticale passant par la base du dernier lépidotriche dorsal. Elle débute, comme la dorsale, par deux courts rayons derrière lesquels prennent place un long rayon articulé non bifurqué, dont la longueur égale approximativement la hauteur du corps, mesurée au niveau de son insertion, et 7 lépidotriches à la fois articulés et bifurqués, dont la longueur diminue progressivement vers l'arrière. L'endosquelette de la nageoire anale se compose de 8 axonostes proximaux en forme de baguettes grêles. Seule l'extrémité proximale des premiers d'entre eux atteint l'extrémité distale des hémapophyses des vertèbres correspondantes.

La ceinture scapulaire n'a laissé que peu de traces, à l'exception du cleithrum (*Cl*), au-dessous duquel on reconnaît les restes de la scapula et du coracoïde. Le postcleithrum ventral (*PCl v*) a également laissé son empreinte dans le sédiment.

Les nageoires pectorales, qui occupent une position basse sur le flanc, semblent avoir comporté une quinzaine de lépidotriches. L'extrémité distale des plus longs atteint pratiquement la partie antérieure des os pelviens.

Les nageoires pelviennes sont insérées sensiblement en avant de la verticale passant par l'origine de la dorsale. De taille modérée, puisque la longueur de leurs plus longs rayons égale approximativement les 2/3 de la distance pelvo-anale, elles semblent avoir été formées d'environ 9 lépidotriches.

Les écailles n'ont laissé aucune empreinte visible.

Analyse taxonomique

L'ensemble des caractères observés sur les poissons fossiles récoltés dans l'Oligocène supérieur de Nissan-lez-Ensérune ne laisse subsister aucun doute quant à leur appartenance à la famille des Cyprinidae, comme l'indiquent en particulier la structure du squelette caudal axial, l'existence d'un appareil de Weber et la présence de dents pharyngiennes. Au sein de cette famille, à défaut d'une connaissance suffisamment complète de l'anatomie céphalique, il est possible de suggérer un rapprochement entre les poissons fossiles de Nissan-lez-Ensérune et l'espèce *Palaeorutilus papyraceus* (Bronn), de l'Oligocène supérieur de Rott, Stösschen et Orsberg (Allemagne), dont nous avons récemment précisé la diagnose (Gaudant, 1988). On notera en particulier que, dans les deux cas, les dents pharyngiennes sont du type « en crochet » (« *Hakenzahn* ») et constituent une seule rangée complète formée de 5 dents chez les

poissons de Nissan-lez-Ensérune et de 4 dents sur l'unique fragment d'os pharyngien de Rott observé à ce jour. On sait toutefois qu'une variation du même ordre est observable chez l'espèce actuelle *Rutilus rutilus* (L.).

Par ailleurs, les caractères méristiques des Cyprinidae de Nissan-lez-Ensérune présentent également une grande similitude avec ceux de l'espèce *Palaeorutilus papyraceus* (Bronn). Leur colonne vertébrale comporte en effet 36 à 38 vertèbres contre 37 ou 38 pour les poissons de Rott. Dans les deux cas, le nombre de vertèbres postabdominales est de 17 ou 18. La composition des nageoires dorsale et anale est également identique puisqu'à Nissan-lez-Ensérune, la dorsale, composée de 10 ou 11 rayons, dont 7 ou 8 bifurqués, est soutenue par 8 ou 9 axonostes proximaux, alors que chez *P. papyraceus* (Bronn), le nombre de rayons de la dorsale varie de 9 à 11, et celui des axonostes proximaux de 7 à 9. De même, l'anale des Cyprinidae de Nissan-lez-Ensérune comporte 10 rayons, dont 7 bifurqués, soutenus par 8 axonostes proximaux, alors que l'on dénombre 10 ou 11 rayons, dont 7 ou 8 bifurqués et 8 ou 9 axonostes proximaux, chez *P. papyraceus* (Bronn). La composition des nageoires pectorales et pelviennes ne paraît pas non plus différer de façon significative entre les spécimens de Nissan-lez-Ensérune et les *Palaeorutilus papyraceus* (Bronn) de Rott. Il en est de même pour la composition de la nageoire caudale et, en particulier, pour le nombre de rayons marginaux situés à l'avant de chaque lobe de celle-ci.

En revanche, les Cyprinidae de Nissan-lez-Ensérune diffèrent de l'espèce « *Leuciscus* (*Palaeoleuciscus*) » *primigenius* Gaudant, de l'Oligocène d'Oberdorf (Suisse), qui possède une colonne vertébrale comportant 39 vertèbres et un rayon supplémentaire à la nageoire anale (Gaudant, 1977). Ils diffèrent également des Cyprinidae décrits par Obrhelová (1971) dans l'Oligocène de Lužice (Bohême) sous le nom « *Leuciscus* (*Palaeoleuciscus*) *luzicensis* » Obrhelová. D'après nos observations personnelles, cette espèce possède une colonne vertébrale dont le nombre total de vertèbres n'est jamais supérieur à 35 (ou 36?). En outre, la nageoire anale de cette espèce se compose de 10 à 12 rayons dont 6 à 8 bifurqués et son endosquelette comporte 9 ou 10 axonostes proximaux, au lieu de 8 sur le matériel de Nissan-lez-Ensérune.

Une différence plus marquée existe entre les poissons décrits dans le présent article et l'espèce « *Barbus* » *rudeli* Piton, de l'Oligocène supérieur de Dallet (Puy-de-Dôme), décrite par Piton (1936) et Piton & Théobald (1939). D'après nos observations encore inédites réalisées sur un nouveau matériel, la différence la plus significative concerne la composition de la colonne vertébrale qui comporte 21 ou 22 vertèbres abdominales et 15 ou 16 vertèbres postabdominales chez « *Barbus* » *rudeli* Piton, au lieu de 18 à 20 et 17 ou 18 chez les Cyprinidae de Nissan-lez-Ensérune. En outre, la nageoire anale des Cyprinidae de Dallet ne comporte que 9 rayons dont 6 bifurqués, supportés par 7 axonostes proximaux, au lieu de 10 rayons dont 7 bifurqués, supportés par 8 axonostes proximaux, chez ceux de Nissan-lez-Ensérune.

De même, le Cyprinidae oligocène de Lezoux (Puy-de-Dôme), que nous avons décrit comme *Leuciscus* (*Palaeoleuciscus*) sp. (Gaudant, 1984), diffère des poissons de Nissan-lez-Ensérune par sa colonne vertébrale plus courte qui comporte 35 vertèbres dont 15 postabdominales (au lieu de 17 ou 18) et par la composition de sa nageoire anale qui n'est constituée que de 8 rayons dont 6 bifurqués, soutenus par 7 axonostes proximaux (au lieu de 9 rayons dont 6 bifurqués et 8 axonostes proximaux).

En conclusion, il apparaît ainsi que les Cyprinidae oligocènes de Nissan-lez-Ensérune diffèrent de tous les autres Cyprinidae oligocènes décrits à ce jour en France et en Suisse, y

compris ceux de l'Oligocène d'Armissan (Aude) signalés par Gervais (1859) et Priem (1914) comme *Leuciscus* sp., qui possèdent une colonne vertébrale plus longue (observations personnelles). L'impossibilité de différencier valablement les poissons étudiés dans le présent article de ceux de l'Oligocène supérieur de Rott (Allemagne) décrits comme *Palaeorutilus papyraceus* (Bronn) nous conduit à les rapprocher de cette espèce. Toutefois, le caractère encore fragmentaire des Cyprinidae de Nissan-lez-Ensérune nous a incité à les désigner comme *Palaeorutilus* cf. *papyraceus* (Bronn).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Berger, G., P. Freytet, C. Guernet et B. Peybernes, 1982. — Notice explicative de la feuille Béziers à 1/50 000. *Bur. Rech. géol. min.*, Orléans : 1-40.

Gaudant, J., 1977. — Nouvelles observations sur l'ichthyofaune stampienne d'Oberdorf (Canton de Soleure). *Eclog. geol. Helv.*, Bâle, **70** : 789-809.

— 1984. — Nouvelles recherches sur les Cyprinidae (Poissons téléostéens) oligocène des Limagnes. *Géobios*, Lyon, **17** : 659-666.

— 1988. — Mise au point sur l'ichthyofaune oligocène de Rott, Stösschen et Orsberg (Allemagne). *C. r. Acad. Sci., Paris*, (II), **306** : 831-834.

Gervais, P., 1859. — Zoologie et Paléontologie françaises. Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France et sur leur comparaison avec les espèces propres aux autres régions du globe. A. Bertrand, Paris. 2e éd., 544 p., atlas.

Obrhelová, N., 1971. — Vergleichende Osteologie der Gattung *Leuciscus* (Pisces) aus tertiären Schichten des nördlichen und westlichen ČSSR. *Paläont. Abh.*, Berlin, (A), **4** : 549-660.

Piton, L., 1936. — Note sur un nouveau Cyprinide tertiaire. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon.*, **5** : 43-45.

Piton, L., et N. Théobald, 1939. — Poissons, Crustacés et Insectes fossiles de l'Oligocène du Puy-de-Mur (Auvergne). *Mém. Soc. Sci. Nancy*, **1939** : 1-47.

Priem, F., 1914. — Sur des Poissons fossiles des terrains tertiaires d'eau douce et d'eau saumâtre de France et de Suisse. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paris, Paléont., **50** : 1-17.

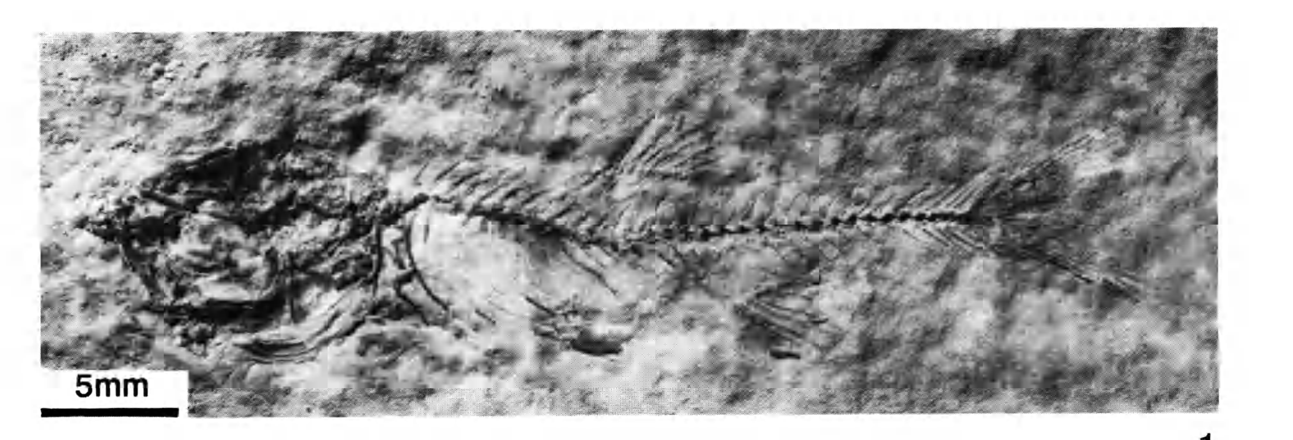
Rutte, E., 1962. — Schlundzähne von Süsswasserfischen. *Palaeontographica*, Stuttgart, (A), **120** : 165-212.

Planche I

Palaeorutilus cf. *papyraceus* (Bronn)

1 — Vue générale du spécimen MNHNP 1990-5-1, provenant de l'Oligocène supérieur de Nissan-lez-Ensérune (Hérault) et conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

2 — Tête du même spécimen. *Cl* : cleithrum; *Dent* : dentaire; *Fr* : frontal; *Op* : opercule; *Pa* : pariétal; *PCl v* : postcleithrum ventral; *Pop* : préopercule; *Q* : carré; *R. br.* : rayons branchiostèges; *a.n. 4e v.* : arc neural de la 4e vertèbre constituant l'appareil de Weber; *os ph.* : os pharyngiens.



1

2

Fr Pa os ph. a.n. 4ème v.

1mm

Dent Q Pop R.br Op Cl P Cl v

PLANCHE I

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **13**, 1991,
section C, nos 3-4 : 177-200.

Birgerbohlinia schaubi Crusafont, 1952 (Giraffidae, Mammalia) del Turoliense inferior de Crevillente-2 (Alicante, España). Filogenia e historia biogeográfica de la subfamilia Sivatheriinae [1]

por Plinio MONTOYA y Jorge MORALES

Resumen. — Los restos fósiles de Jiráfidos provenientes del yacimiento Turoliense inferior (MN 11) de Crevillente-2 (Alicante, España) son descritos y clasificados como *Birgerbohlinia schaubi* Crusafont, 1952. El material descrito comprende tres osiconos aislados, que debido a las características tafonómicas del yacimiento, pueden interpretarse como pertenecientes a un mismo cráneo. Consecuentemente, *B. schaubi* poseía dos pares de protuberancias craneales al igual que el resto de los sivaterinos conocidos, confirmándose la inclusión de esta especie en la subfamilia Sivatheriinae. Se discuten las posibles relaciones filogenéticas del género *Birgerbohlinia* proponiéndose un cladograma para la subfamilia Sivatheriinae. *Birgerbohlinia* puede considerarse como el género hermano de *Sivatherium*, compartiendo ambos géneros el desarrollo de protuberancias craneales posteriores muy grandes. Asimismo se analiza la historia biogeográfica de los sivaterinos; la especies más antiguas del grupo, de edad Aragoniense superior, se localizan en dos áreas adyacentes, el Subcontinente Indio y la Peninsula Arábiga-Mesopotamia. Dos fases mayores de dispersión pueden reconocerse : la primera, datada como Vallesiense inferior, extendió el grupo a través del dominio Nortético hasta alcanzar la Península Ibérica; la segunda fase de dispersión, datada como Plioceno inferior, significa la entrada y expansión de *Sivatherium* en Africa.

Résumé. — Les restes de Giraffidés provenant du gisement de Crevillente-2 (Alicante, Espagne), d'âge Turolien inférieur (MN 11), sont ici décrits et identifiés comme *Birgerbohlinia schaubi* Crusafont, 1952. Le matériel décrit comprend trois ossicones isolés, mais on peut admettre, en fonction des caractéristiques taphonomiques du gisement, qu'ils appartenaient à un même crâne. En conséquence, *B. schaubi* aurait deux paires de protubérances crâniennes comme les autres sivatherines connues, confirmant l'inclusion de cette espèce dans la sous-famille Sivatheriinae. Les relations phylogénétiques possibles du genre *Birgerbohlinia* sont discutées et un cladogramme pour la sous-famille Sivatheriinae est proposé. *Birgerbohlinia* doit être considéré comme le genre-frère de *Sivatherium*, tous deux partageant le développement des très grandes protubérances crâniennes. L'histoire biogéographique des Sivatheriinae est également analysée: les espèces les plus anciennes du groupe sont d'âge Aragonien supérieur et elles sont trouvées dans deux aires adjacentes : le sous-continent indien et la péninsule arabique-Mésopotamie. On peut reconnaître deux phases principales de dispersion : la première, au Vallésien inférieur, aurait étendu le groupe à travers le domaine nord thétys jusqu'à atteindre la péninsule ibérique; la seconde aurait eu lieu au Pliocène inférieur avec l'entrée et la dispersion de *Sivatherium* en Afrique.

Abstract. — Girafids remains from the Early Turolian (MN 11) Eastern Spain locality of Crevillente-2 are described, and classified as *Birgerbohlinia schaubi* Crusafont, 1952. Among the material studied, there are three ossicone type horns that, on the basis of the thaphonomic characteristics of the locality, can be interpreted as belonging to same skull. Consequently *B. schaubi* skull had two pairs of

1. Este trabajo se ha realizado gracias a la subvención otorgada por la IVEI (Institució Valenciana d'Estudis i Investigació) a uno de los autores (P. M.) y dentro del proyecto de la DGICYT PB89-0046, Interpretación paleoambiental de las asociaciones de Artiodáctilos del Neógeno español.

horns and can be included in the Sivatheriinae subfamily without problems. The possible relationships of *Birgerbohlinia* are considered, and a cladogram to the Sivatheriinae subfamilly is proposed. *Birgerbohlinia* appears as the sister genus of *Sivatherium*, both genera share the development of very large posterior horns. The Biogeographical History of Sivatheriinae is analized. The oldest species appear during the Late Aragonian in two closed areas, the Indian Subcontinent and the Mesopotamia-Arabic Peninsula. Two major dispersal events can be detected, the first spread the group throughout the North-tethyc area until the Iberian Peninsula, and should be dated in the Early Vallesian. The second dispersal event spread the genus *Sivatherium* to Africa, and can be dated Early Pliocene.

P. Montoya, *Departament de Geologia. Facultat de Biològiques. Universitat de València. Dr. Moliner, 50. 46100 Burjassot, España.*
J. Morales, *Museo Nacional de Ciencias Naturales. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid, España.*

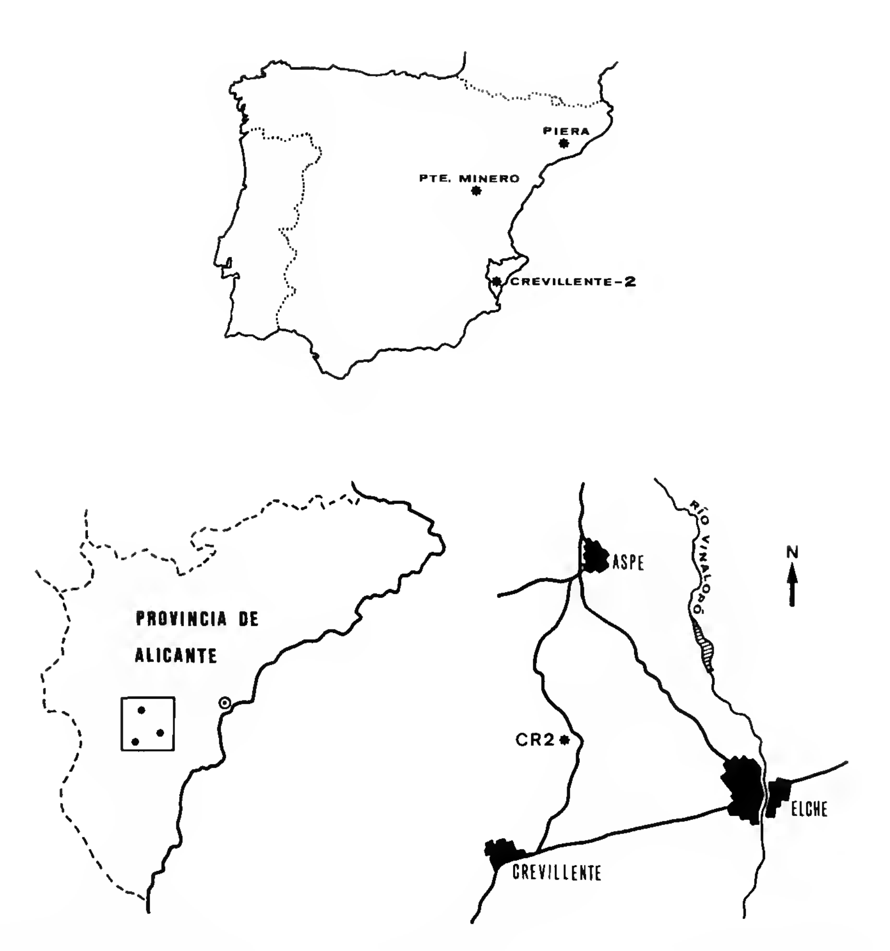


Fig. 1. — Situación geográfica de los tres yacimientos del Turoliense inferior español con *Birgerbohlinia schaubi*, con detalle de Crevillente-2 (CR2).

Introduccion

Birgerbohlinia schaubi es un jiráfido definido por Crusafont (1952), a partir, básicamente, de material dentario y postcraneal proveniente del yacimiento catalán de Piera (Vallés-Penedés); en cuanto a material craneal, sólo fue descrito por dicho autor un fragmento de osicono.

Crusafont incluyó esta forma en la subfamilia Sivatheriinae basándose en la morfologia de los metápodos y de la dentición. Sin embargo, la carencia de datos, especialmente sobre la anatomía craneal, ha inducido a algunos autores a no considerar a *Birgerbohlinia* como un elemento lo suficientemente válido a la hora de establecer relaciones con otros sivaterinos, o bien ha sido incluido en la discusión con ciertas reservas (Hamilton, 1978; Morales y Soria, 1981; Geraads, 1986).

Hasta hace poco tiempo, tan solo habia sido citada la presencia de *Birgerbohlinia*, además de Piera, en Hostalets de Pierola (Vallés-Penedés) y Concud (Teruel) (Crusafont, 1952) así como en La Alberca (Murcia) (Montenat y Crusafont, 1970), a partir siempre de muy escaso material.

En los últimos años se han extraído restos pertenecientes a *B. schaubi* en otros dos yacimientos españoles asignados, al igual que Piera, al Turoliense inferior o zona MN 11 de Mein (1975). Estos son Puente Minero (Teruel) (Alcalá y Montoya, en prensa; Alcalá *et al.*, 1991) y Crevillente-2 (Alicante) (Alberdi y Montoya, 1988; Alcalá *et al.*, 1987; Alcalá y Montoya, en prensa) (fig. 1).

Vamos a tratar aquí sobre el material proveniente de Crevillente-2, describiéndose por vez primera parte de la dentición inferior (P_2 y P_3) y en especial osiconos completos de dicha especie, lo cual permite avanzar hacia la resolución de la problemática a la que aludíamos al principio de este apartado.

PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Orden : ARTIODACTYLA Owen, 1848

Familia : Giraffidae Gray, 1821

Subfamilia : Sivatheriinae Zittel, 1893

Género : **BIRGERBOHLINIA** Crusafont, 1952

Birgerbohlinia schaubi Crusafont, 1952

Localidad tipo : Piera (Barcelona, España). Edad : Turoliense inferior (MN 11).

OTRAS LOCALIDADES : Crevillente-2 (Alicante) y Puente Minero (Teruel).

DIAGNOSIS : En CRUSAFONT (1952).

DIAGNOSIS ENMENDADA : Jiráfido de talla grande, braquipodial, con dos pares de osiconos bien desarrollados que presentan una fuerte neumatización y una ornamentación a base de profundos surcos longitudinales irregulares; los osiconos anteriores son más reducidos y de forma básicamente cónica, mientras que los posteriores son grandes y curvados en un mismo plano. Dentición moderadamente hipsodonta, con serie premolar no reducida. Los dientes superiores poseen estilos bien marcados. El P^4 puede presentar un lóbulo lingual desde simple a totalmente partido. El P_2 es simple y no posee metacónido; el P_3 no está molarizado y muestra una morfología varible, aunque en todos los casos aparece un fuerte metacónico; el P_4 se halla muy molarizado.

MATERIAL ESTUDIADO

Dentición inferior : CR2-886 : serie juvenil derecha (D_2-M_2); CR2-215 : serie izquierda (P_3-M_3); CR2-749 : P_2; CR2-879 : P_3; CR2-M143, CR2-S-218, CR2-826 : tres M_1; CR2-S-127 : M_2; CR2-827 : fragmento de M_2; CR2-S-1, CR2-S-2, CR2-S-9, CR2-242, CR2-283, CR2-284, CR2-421 : incisivos; CR2-M198, CR2-252, CR2-319 : caninos; CR2-M244 : fragmento de D_3; CR2-M315 : incisivo decidual; CR2-368-369 : incisivo y canino deciduales.

Dentición superior : CR2-A77, CR2-653, CR2-654, CR2-664, CR2-665, CR2-666 : serie derecha (P^2-M^3); MNCN-CR2-443; CR2-643, CR2-644, CR2-645, CR2-652 : serie izquierda (P^2-M^1 y M^3); estas dos series pertenecen a un mismo individuo. CR2-516, CR2-532, CR2-535, CR2-538, CR2-562, CR2-599 : serie derecha (P^2-M^3); CR2-M427, CR2-M428, CR2-533, CR2-536, CR2-537 : serie izquierda (P^2-M^2); estas dos series también pertenecen a un mismo individuo. CR2-M88-246 : fragmento de D^3; CR2-S-143 : D^3.

Craneal : CR2-542, CR2-543, CR2-646 : petrosas; CR2-513, CR2-514, CR2-515 : tres osiconos completos del mismo individuo; CR2-S-330, CR2-S-337, sin siglar : fragmentos de osiconos.

Postcraneal : CR2-832 : metacarpiano completo; CR2-A104 ; epífisis distal de tibia; CR2-A44, CR2-111, CR2-851 : astrágalos; CR2-S-446 : calcáneo; CR2-A21, CR2-A86, CR2-A108 : maleolares; CR2-A2 : cubonavicular; CR2-A55-59 : fragmento de cubonavicular; CR2-A22, CR2-191, CR2-S-473 : ectocuneiformes; CR2-A10 ; pequeño cuneiforme; CR2-S-445 : fragmento de epífisis proximal de metatarsiano; CR2-786-749, CR2-853 : epífisis distales de metatarsianos; CR2-658 : tercera falange incompleta.

La mayor parte de este material será depositado definitivamente en el Museu Paleontològic de València; el resto pertenece a las colecciones de la « Secció de Paleontologia del Museu Històric Municipal » de Novelda (Alicante).

DESCRIPCION DEL MATERIAL

Dentición superior [1] (tabla 1; lámina I)

Se compone de elementos correspondientes a cuatro series superiores definitivas, que pertenecen a dos individuos, y dos dientes deciduales aislados. Todos los ejemplares presentan un esmalte rugoso.

1. Para las descripciones de la dentición se ha seguido la terminología de HEINTZ (1970).

TABLA 1. — Dimensiones de la dentición superior de *B. schaubi* de Crevillente-2, comparadas con las de *B. schaubi* de Piera (Crusafont, 1952), *Decennatherium pachecoi* de Nombrevilla (Crusafont, 1952) y *D. pachecoi* de Los Valles de Fuentidueña (MORALES y SORIA, 1981).

		Decennatherium pachecoi								*Birgerbohlinia schaubi*							
		NOMBREVILLA				LOS VALLES DE F.				PIERA				CREVILLENTE-2			
		mín.	X̄	máx.	n	mín.	X̄	máx.	n	mín.	X̄	máx.	n	mín.	X̄	máx.	n
P²	L		30		1					30	31.9	33.8	2	31	31.85	32.7	4
	A		—							26.5	29.35	32.2		26.8	29.62	32.5	
P³	L		33		1					29.2	31.1	33	2	26.9	28	30	3
	A		—							31.8	34.65	37.5		30	31.4	33.7	
P⁴	L	26.5	27.75	30	4					26.4	28.15	29.9	2	25.7	27.62	28.5	4
	A	33.3	33.83	34.2	3					36.6	38.3	40		31.5	35.15	38	
M¹	L		39		1					32.1	36.42	42.7	4	31.9	34	36.3	4
	A		—							36.9	40.27	43.4		37.5	39.52	41.1	
M²	L	43	44	45	2		36:7		1	35.3	37	38.7	2	35.1	38.4	41.7	2
	A	41.3	41.5	41.7			34.2			40.7	41.35	42		42	43.3	46.6	
M³	L	40	41.5	43.5	3	36	36.85	37.7	2	38.3	38.4	38.5	2	34.3	36.7	40.5	3
	A	36.5	37.7	39.4		34.5	35.25	36		37.5	39.1	40.7		37.8	40	43.6	
D³	L						30.8		1	30	32	34	3	30c.a.	31.1	32.2	2
	A						25.5			20	20.73	21.5			24.9		1

A : anchura; L : longitud. * Pieza inédita. En todas las tablas, las dimensiones vienen expresadas en mm.

P² (CR2-533; CR2-538; CR2-644; CR2-665) : Dientes casi tan anchos como largos. Fuerte parastilo que forma, con el paracono, un surco muy marcado que desaparece hacia la base de la muralla externa. Metastilo más ensanchado que el parastilo, pero menos prominente. Los tres pliegues de la cara labial se dirigen hacia la parte posterior del diente, en especial el metacono y el metastilo. La cara lingual presenta un contorno semicircular.

P³ (CR2-M427; CR2-562; CR2-643; CR2-653) : Son más anchos que largos. El parastilo se encuentra más marcado que en los P² y en algún ejemplar está ligeramente bifurcado. Este forma también un profundo surco con el paracono, pero más abierto que en el P². En cuanto al metastilo, no existen diferencias entre ambos premolares. Los pliegues de la cara labial están claramente dirigidos en sentido posterior. La muralla interna es menos convexa, con una leve tendencia a subdividirse. Existe un cíngulo anterior muy débil.

P⁴ (CR2-536 (fig. 2a); CR2-599; CR2-652 (fig. 2b); CR2-666) : Claramente más anchos que largos. Parastilo más engrosado que en P² y P³, al contrario de lo que ocurre con el metastilo. Los pliegues de la muralla externa están dirigidos también hacia atrás, pero no de un modo tan acusado como en los otros dos premolares. En lo referente a la constitución de la cara lingual existen dos morfologias (fig. 2) : en los ejemplares CR2-536 y CR2-599 (que pertenecen a un mismo individuo) ésta presenta una estructura simple, en forma de media

luna, con una ligera proyección postero-lingual; en cambio, en CR2-652 y CR2-666 (también pertenecientes a un mismo individuo) la muralla interna se encuentra netamente partida, siendo la parte anterior mayor que la posterior, la cual, además, se encuentra plegada internamente, quedando el valle dividido. Este fenómeno afecta incluso a la raiz interna del diente, que presenta la misma tendencia a dividirse. En todos los ejemplares existe un cíngulo anterior relativamente bien marcado y uno posterior o postero-interno mucho más débil y corto.

Los molares superiores son más anchos que largos. Todos presentan parastilo y mesostilo fuertes y metastilo débil. El paracono se halla más marcado que el metacono. En la base de la muralla externa siempre aparece un fuerte cíngulo que en ocasiones une las bases de los tres estilos. Existe un cíngulo anterior o antero-lingual y no hay cingulo posterior. No aparece entostilo entre los lóbulos internos. La unión de los conos, debida al desgaste, es tardía.

*M*¹ (CR2-516; CR2-537; CR2-664; MNCN-CR2-443) : Son las piezas más desgastadas, apreciándose la unión de los dos conos anteriores, por la zona anterior del diente, así como de los posteriores, por el extremo posterior del diente. Dos de los ejemplares muestran un esbozo de entostilo. El M¹ es la pieza que presenta menores dimensiones en la serie molar. Los lóbulos internos son simples. Las porciones anterior y posterior del diente poseen una anchura similar.



LÁMINA 1. — *Birgerbohlinia schaubi* de Crevillente-2 : 1. Serie superior derecha (P^2-M^3) (CR2-665; CR2-653; CR2-666; CR2-664; CR2-A77; CR2-654). Museu Paleontològic de València. — 2. Serie superior izquierda (P^2-M^2) (CR2-553; CR2-M427; CR2-536; CR2-537; CR2-M428). Museu Històric Municipal de Novelda (Alicante).

M^2 (CR2-A77; CR2-M428; CR2-535) : El primero de los ejemplares presenta en el lóbulo lingual posterior una isleta de esmalte: por lo demás los lóbulos son simples. La porción anterior del diente es algo más ancha que la posterior.

M^3 (CR2-532; CR2-645; CR2-654) : La porción anterior del diente es netamente más ancha que la posterior. Ambos lóbulos linguales muestran una tendencia a bifurcarse o a formar isletas, sobre todo hacia los extremos anterior y posterior del diente.

D^3 (CR2-S-143 (fig. 3); CR2-M88-246) : Es un diente bilobulado, más largo que ancho y con el lóbulo anterior mayor que el posterior. El parastilo y mesostilo son fuertes mientras que el metastilo es débil. El paracono es mucho más robusto que el metacono. Los pliegues de la muralla externa están dirigidos hacia atrás, en especial el metastilo. El protocono y el metacónulo se hallan unidos. La muralla interna presenta un surco de separación entre ambos conos, así como un corto cíngulo antero-lingual. El borde de la muralla, en el extremo anterior del diente, es ondulado en uno de los ejemplares.

Dentición inferior (tabla 2)

Se posee una serie inferior P_3-M_3 (CR2-215), una serie inferior juvenil D_2-M_2 (CR2-886), y varias piezas aisladas. Todos los dientes presentan esmalte rugoso.

P_2 (CR2-749) (fig. 4a) : Diente simple no reducido. La parte anterior no está bifurcada. Presenta un protocónido masivo, no hay trazas de metacónido, y el entocónido, proyectado en sentido postero-lingual, está bien separado, lingualmente, del entostilo.

P_3 (CR2-215; CR2-879) (fig. 5) : Ambos ejemplares ofrecen diferencias significativas. Como rasgos comunes se pueden citar la no molarización del diente y la presencia de bifurcación, en el extremo anterior, formada por parastilo y paracónido. A partir de aquí la morfología es claramente distinta. En CR2-879 (fig. 5a), el metacónido es fuerte y se prolonga tanto anterior como posteriormente, formando con el paracónido un valle lingual mucho menos abierto que en el otro ejemplar. El entocónido y entostílido son simples, con lo cual se forman dos valles con estrechas aberturas linguales. En CR2-215 (fig. 5b), el metacónido tan sólo se prolonga posteriormente, con lo que configura un valle lingual más abierto. El entocónido se encuentra subdivido, quedando en la cara lingual un pilar aislado, mientras que el entostílido es simple, como en el ejemplar anterior. Dicha morfología de la parte posterior del diente condiciona la formación de un valle de contorno bilobulado, con dos leves aberturas a la cara lingual.

P_4 (CR2-215) (fig. 6) : Diente claramente molarizado, dividido en dos partes, siendo la anterior aproximadamente dos veces mayor que la posterior. En la muralla interna, el parastílido forma un reborde no muy acusado : metacónido y entocónido están bien separados por un surco vertical menos acentuado hacia la base. El plano del entocónido es oblicuo respecto al del metacónido. En la cara labial, protocónido e hipocónido se hallan también claramente separados, mediante un profundo surco vertical en cuya base hay un esbozo de columna. El protocónido se une al metacónido por el extremo anterior del diente. Hay dos débiles cíngulos antero y postero-labiales.

Molares inferiores : *M_1* (CR2-M143; CR2-S-218; CR2-215; CR2-826; CR2-886); *M_2* (CR2-S-127; CR2-215; CR2-886); *M_3* (CR2-215) : Los lóbulos son simples; los conos se unen tarde, con el desgaste. En la muralla interna destaca un fuerte mesostílido que se va perdiendo hacia la base. El parastílido es débil. Metacónido y entocónido son semejantes y resaltan poco.

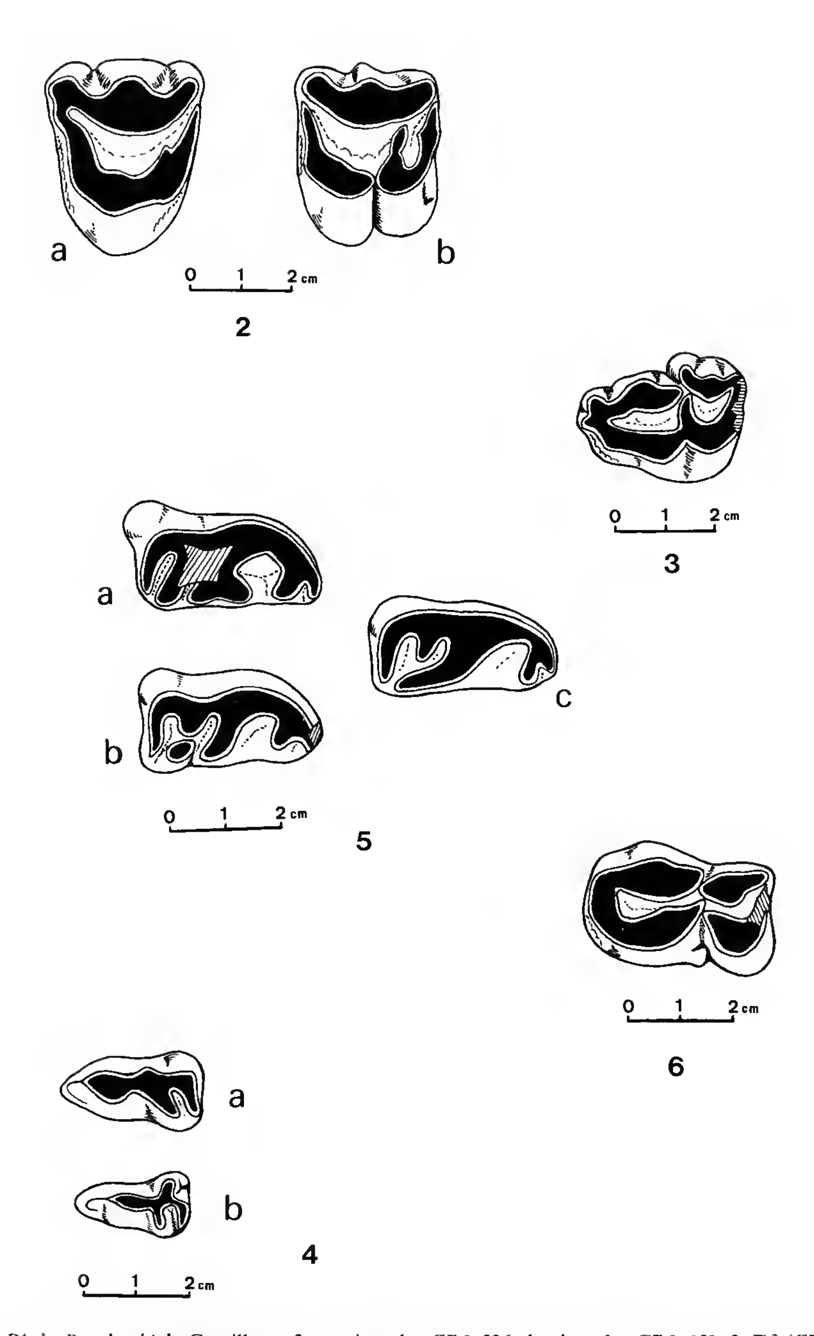


FIG. 2-6. — 2, P^4 de *B. schaubi* de Crevillente-2 ; a, ejemplar CR2-536 ; b, ejemplar CR2-652. 3, D^3 (CR2-S-143) de *B. schaubi* de Crevillente-2. 4a, P_2 (CR2-749) y 4b, D_2 (CR2-886) de *B. schaubi* de Crevillente-2. 5, P_3 de *B. schaubi* : a, ejemplar CR2-879 de Crevillente-2 ; b, ejemplar CR2-215 de Crevillente-2 ; c, ejemplar VP 868 de Piera (ejemplar perteneciente al Institut de Paleontologia de Sabadell). 6, P_4 (CR2-215) de *B. schaubi* de Crevillente-2.

No existe ectostílido. M_1 y M_2 son morfológicamente idénticos; sólo se diferencian en las mayores dimensiones del segundo molar. Presentan dos cíngulos bien marcados, uno en la cara anterior y otro en la posterior del diente. En uno de los M_2 (CR2-S-127) aparece un tabique perpendicular que partiendo de la cara labial del entocónido llega a dividir el valle posterior del diente. El M_3 presenta, sin contar el tercer lóbulo, una morfología similar a los dos primeros molares. Dicho lóbulo es grande y posee una muralla interna que se dirige, en sentido posterior, hacia la cara labial del diente. El hipoconúlido tiene une forma semicircular.

D_2 (CR2-886) (fig. 4b) : Diente corto y algo más complicado que el P_2. El parastílido está bien marcado. El protocónido es fuerte y no se aprecia metacónido. En la región posterior, el entocónido y entostilido se hallan bien separados por un valle profundo y abierto. En la cara labial aparece un hipocónido bien delimitado.

D_3 (CR2-M244) : El ejemplar corresponde a la mitad posterior de un diente. En él se aprecia lo que podría ser un metacónido, bien separado del entocónido. Este último y el

TABLA 2. — Dimensiones de la dentición inferior de *B. schaubi* de Crevillente-2. (Comparaciones y abreviaturas como en la tabla 1.)

		Decennatherium pachecoi								*Birgerbohlinia schaubi*							
		NOMBREVILLA				LOS VALLES DE F.				PIERA				CREVILLENTE-2			
		mín.	$\bar{X}$	máx.	n	mín.	$\bar{X}$	máx.	n	mín.	$\bar{X}$	máx.	n	mín.	$\bar{X}$	máx.	n
P_2	L	24	26.4	27.5	7	22.5	24.6	27	4						25		1
	A	13.2	14.31	16.4		13	14.07	14.8							16.4		
P_3	L	28.7	30.28	31.6	7	27.6	28.95	31.4	6		32.5		1*	29 c.a.	30.05	31.1	2
	A	16.5	18.41	21.3		16.9	17.91	19.2			22			19.7	19.85	20	
P_4	L	32	33.14	35	8	28	31.38	35	5		33		1		33.8		1
	A	20	21.82	23.7		20.5	22.54	23.9			21c.a.				22.2		
M_1	L	34.5	37.23	38.4	7	33	36.08	37.7	7	27c.a.	32.23	38.2	3	35.4	36.48	37.9	5
	A	25	26.43	28.5	6	23	25.21	27		24	24.9	25.8	2	24.8	25.75	27.1	4
M_2	L	40	41.62	42.8	4	39.5	40.75	42	2	36	40.05	44.1	2	37.4	37.63	38	3
	A	27.8	28.42	29		25.5	26.15	26.8		27	28	29		29.3	29.5	29.7	2
M_3	L	50	54.32	56.6	8		53		1	57.2	57.85	58.5	2		54.5		1
	A	24.3	26.2	28.7	7		22.8			28	28.5	29			28		
D_2	L									19.3	20.5	22	4		19.2		1
	A									11.3	11.75	12.5			11.9		
D_3	L						25		1	28.5	29.95	31	4		28.5		1
	A						12.5			13.5	15.2	16.1			14.5		
D_4	L						37.5		1	40	42.25	45	4		39.2		1
	A						17.8			17.1	18.55	19.3			18.5		

entostílido son fuertes y separados por un estrecho valle. El hipocónido también se halla bien marcado, y adosado a él se encuentra un pilar aislado, en el vértice postero-labial del diente.

D_4 (CR2-886) : Pertenece a la misma serie que el D_2 antes descrito. En la muralla interna, el entocónido es más ancho que el que metacónido y el paracónido. El parastílido y el metastílido están bien marcados, el entostílido es débil y no se distingue mesostílido. El parastílido se prolonga en la cara lingual, en forma de cíngulo descendente que llega hasta la mitad del paracónido. En la muralla externa aparece un hipocónido muy anguloso. Entre éste y el protocónido se aprecia una columna basal. Existe un cíngulo no muy marcado que recorre la cara labial del primer lóbulo y llega hasta el tercio anterior del protocónido, donde dicho cíngulo se hace más fuerte.

Osiconos (tabla 3)

CR2-513; CR2-514 (lámina II, 1 y 2) : Son osiconos largos y curvados en un mismo plano, aunque parecen tener una ligera torsión. La sección de la base es ovalada y se va haciendo circular hacia el ápice, a la vez que disminuye regularmente su diámetro. En toda la pieza existe una ornamentación constituida por largos surcos longitudinales irregulares, algunos muy profundos, y numerosos surcos menores, lo que da al osicono una superficie muy rugosa. Presentan una fuerte neumatización que afecta aproximadamente a un tercio de la longitud de la pieza, a partir de la base. El ápice es romo.

CR2-515 (lámina II, 3) : Es mucho menor que los dos anteriores. La forma es más o menos cónica y algo curvada, con una sección aproximadamente circular cuya dimensión disminuye de modo regular hacia el ápice. Se aprecia, más claramente que en los otros ejemplares, una ligera torsión que afecta principalmente a la mitad distal de la pieza. La base se halla asimismo muy neumatizada, con lo que el osicono se encuentra hueco hasta casi la mitad de su longitud. Como en los otros, este ejemplar posee un ápice romo y una fuerte ornamentación constituida por surcos longitudinales irregulares.

TABLA 3. — Principales parámetros de los tres osiconos completos de *B. schaubi* de Crevillente-2.

	LM	DMB	DTB	DMM	DTM
CR2-513	520 c.a.	—	—	56.9	54.5
CR2-514	540 c.a.	117.6	77.4	65.1	55.6
CR2-515	290 c.a.	73.5	66.4	49	48.8

LM : longitud máxima; DMB : diámetro mayor en la base; DTB : diámetro transversal (perpendicular al mayor) en la base; DMM : diámetro mayor a mitad de la longitud; DTM : diámetro transversal (perpendicular al mayor) a mitad de la longitud.

Esqueleto postcraneal

Apenas existen diferencias morfológicas entre los restos de Crevillente y el material osteológico descrito por CRUSAFONT (1952). No vamos a realizar aquí las descripciones, pero sí damos une relación de las medidas de todas las piezas, comparándolas con los datos de *B.*

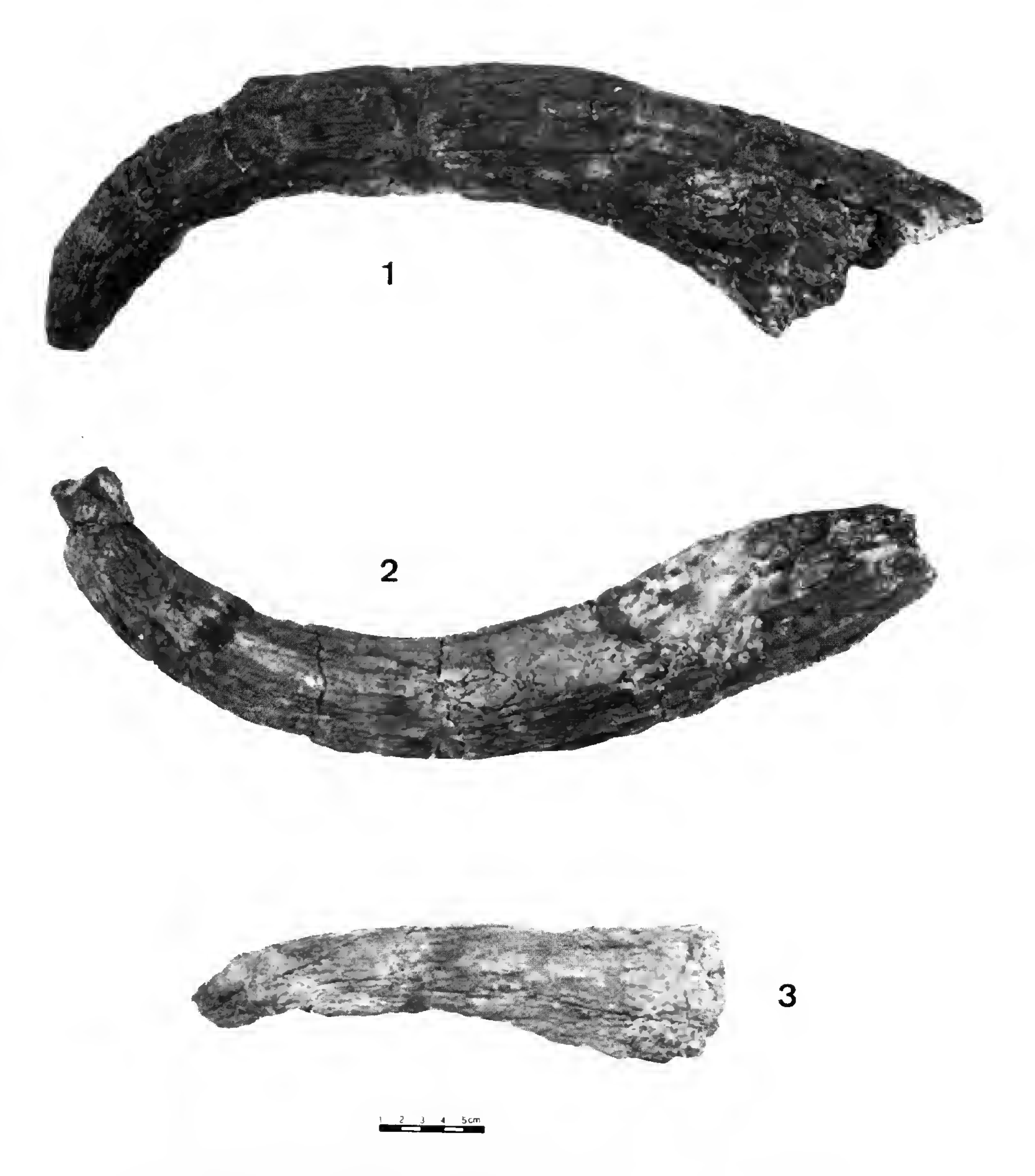


LÁMINA II. — *Birgerbohlinia schaubi* de Crevillente-2 : 1 y 2. Osiconos posteriores (CR2-514; CR2-513). — 3. Osicono anterior (CR2-515). Museu Paleontològic de València.

schaubi de Piera (CRUSAFONT, *op. cit.*) y con *Decennatherium pachecoi* de Los Valles de Fuentidueña (MORALES y SORIA, 1981). Debido a los diferentes criterios utilizados, en muchos casos sólo coinciden algunos de los tipos de medidas tomadas sobre un mismo elemento óseo (tablas 4 a 8).

TABLA 4. — Dimensiones del metacarpiano de *B. schaubi* de Crevillente-2 (CR 2), comparadas con las de *B. schaubi* de Piera (CRUSAFONT, 1952) y *D. pachecoi* de Los Valles de Fuentidueña (MORALES y SORIA, 1981).

	Decennatherium pachecoi				*Birgerbohlinia schaubi*				
	LOS VALLES DE F.				PIERA				CR2
	mín.	X̄	máx.	n	mín.	X̄	máx.	n	
L. máxima	388	398	408	2	350	381	400	7	404
DAP proximal		45		1	53	58	65	11	68.7
DT proximal		72.4		1	80	87.18	102	11	98.8
DAP máx. diáfisis		43		1					59.7
DAP mín. diáfisis	23.5	27.5	31.5	2					47.3
DT en medio diáf.	36.4	39.85	43.3	2	47	52.86	60	7	61
DAP distal	41	44.17	45.9	3					56.8
DT distal	73.8	76.37	80.5	3	76	84	92	6	99.2

DAP : diámetro anteroposterior; DT : diámetro transversal; L : longitud.

TABLA 5. — Dimensiones de la tibia de *B. schaubi* de Crevillente-2 (CR2). (Comparaciones y abreviaturas como en la tabla 4.)

	Decennatherium pachecoi				*Birgerbohlinia schaubi*				
	LOS VALLES DE F.				PIERA				CR2
	mín.	X̄	máx.	n	mín.	X̄	máx.	n	
L máxima		503		1	478	489	500	2	
DAP proximal		107.4		1		130		1	
DT proximal		123.3		1		139		1	
DAP distal	57	59.37	61.5	4	55	63.27	70.3	3	73 c.a.
DT distal	74.6	77.7	80	3	97.7	99.03	1000	3	85.5 c.a.

TABLA 6. — Dimensiones de los tarsales de *B. schaubi* de Crevillente-2.

	Decennatherium pachecoi				*Birgerbohlinia schaubi*							
	LOS VALLES DE FUENT.				PIERA				CREVILLENTE-2			
	mín.	X̄	máx.	n	mín.	X̄	máx.	n	mín.	X̄	máx.	n
Maleolar												
DPD máximo	26.6	30.39	34.5	9		38		1	33.6 c.a.	35.1	37.8	3
DAP máximo	41	44.43	46.2	10		49		1	47	48.77	50.5	3
DT máximo	17	20.9	23.5	10		25.6		1	22.7 c.a.	24.67	25.9	3
Astrágalo												
L máx. medial	72.6	77.29	83.7	9	90	96.89	101.5	14	82.2	85.03	86.6	3
L máx. lateral	82	86.2	92.6	9					97.9	101.83	103.4	3
DT proximal	53.4	55.61	59	9	64.7	69.25	76	13	72,5	75.4	76.9	3
DT distal	51	53.49	56.6	9					69.6	71.97	73	3
H medial	42.6	46.7	50.8	8					57.4	58.95	60.5	2
H lateral	40	42.64	48.2	8					56.2	56.93	57.5	3
Cubonavicular												
DAP máximo	70.5	74.87	80	4	79	82.37	87.5	4		76 c.a.		1
DT máximo	67	70.98	75.5	6	84.5	86.25	88.5	4		89		1
H anterior	30	32.83	35	6						46.1		1
Ectocuneiforme												
DAP máximo	44.3	46.69	51	8		51.8		1	58.9	59.65	60.4	2
DT máximo	26.7	29.1	30	8		34		1	34	35.67	38	3
H máxima	16	17.05	18.4	8		20		1	20.6	21.27	21.9	3
Pequeño cuneiforme												
DAP máximo										25.6		1
DT máximo										21.2		1
H										18.6		1

DPD : diámetro posterodistal; H : altura. (El resto de las abreviaturas, y las comparaciones, como en la tabla 4.)

TABLA 7. — Dimensiones del metatarsiano de *B. schaubi* de Crevillente-2. (Comparaciones y abreviaturas como en la tabla 4.)

	Decennatherium pachecoi				*Birgerbohlinia schaubi*							
	LOS VALLES DE F.				PIERA				CREVILLENTE-2			
	mín.	X̄	máx.	n	mín.	X̄	máx.	n	mín.	X̄	máx.	n
L. máxima		422		1	384	397	410	2				
DAP proximal	62	62.15	62.3	2	70	73,67	78	6				
DT proximal	59.2	61.12	63.3	4	68	75.14	83	7				
DT en medio diáf.	32	34.3	36.5	3	46.3	48.55	54.2	4				
DAP distal	42.6	43.15	43.7	2					49.3	49.55	49.8	2
DT distal	67.5	68.25	69	2	70	75.67	80.7	4	80 c.a.	82.2	84.4	2

Tabla 8. — Dimensiones de la tercera falange de *B. schaubi* de Crevillente-2 (CR 2), comparadas con las de *D. pachecoi* de Los Valles de Fuentidueña (Morales y Soria 1981). (Abreviaturas como en la tabla 4.)

	D. pachecoi Los Valles de F.			*B. schaubi* CR2	
	mín.	$\bar{X}$	max.	n	
DAP proximal		48		1	59.2
DT proximal	26.3	28.2	30.1	2	31.4

Discusion

Birgerbohlinia schaubi fue descrita por Crusafont (1952) en la localidad de Piera (Barcelona), actualmente datada como Turoliense inferior (MN 11). Como ya hemos señalado, el material utilizado, aunque abundante, presentaba notables lagunas de información, referentes a la dentición premolar, y en particular a la morfología de las protuberancias craneales, ya que sólo se disponía de un fragmento de osicono.

Los fósiles de Crevillente-2, pese a ser menos numerosos, representan un conjunto más completo. La comparación directa entre las piezas homólogas de ambas localidades muestra una correspondencia biométrica notable, aunque existen algunas diferencias morfológicas que merecen discutirse. Así, por ejemplo, el fragmento de osicono de Piera presenta una superficie algo menos ornamentada que la de los osiconos de Crevillente, siendo además algo más rectilíneo.

La dentición premolar de Crevillente presenta una fuerte variabilidad. En los P^4, uno de los tipos (fig. 2a) es morfológicamente semejante a los de *B. schaubi* de Piera, sin embargo el otro, caracterizado por la división precoz del lóbulo interno (fig. 2b), no se conoce en Piera. Este fenómeno sí es observable, en cambio, en otros sivaterinos, por ejemplo en el *Hydaspitherium megacephalum* figurado por Colbert (1935).

En cuanto a los premolares inferiores, el único P_3 de Piera es un ejemplar inédito (VP 868) (fig. 5c) que muestra, como es general en los sivaterinos, una escasa molarización; posee el ala anterior bifurcada y, sobre todo, se caracteriza por la fortaleza del metacónido que, en forma de cresta, se proyecta posteriormente hasta alcanzar el extremo lingual del entostílido, aislando al entocónido, que está claramente reducido. Esta morfología es frecuente en los sivaterinos, pero no constante. Así en Crevillente, los dos P_3 conservados presentan diferencias con el descrito de Piera; uno de ellos (fig. 5a) es también cercano al figurado por Colbert (1935), como *H. megacephalum*, con entocónido y entostílido paralelos, de tamaño similar, y metacónido en posición más central. El segundo ejemplar de Crevillente (fig. 5b) es más próximo al P_3 de *B. schaubi* de Piera, pero el metacónido es menor y, aunque proyectado hacia atrás, no alcanza el extremo lingual del entostílido, al interponerse una cúspide que puede ser fruto de la división del entocónido.

En nuestra opinión, existe tanta o más diferencia entre los dos tipos de P_3 de Crevillente, que entre cada uno de éstos con respecto al de *B. schaubi* de Piera. Estas diferencias morfológicas pueden perfectamente interpretarse como debidas a variabilidad intraespecífica.

De hecho, formas como *Decennatherium pachecoi* de Los Valles de Fuentidueña (MORALES y SORIA, 1981) muestran una variación en la morfología de los premolares tan amplia como la aquí descrita. Por tanto, creemos que el jiráfido de Crevillente-2 debe clasificarse como *Birgerbohlinia schaubi*, y solamente si ulteriores descubrimientos en la localidad tipo de Piera demostrasen la existencia de protuberancias craneales radicalmente distintas a las descritas en Crevillente, esta determinación podría ser cuestionada.

Con respecto a *Decennatherium pachecoi* del Vallesiense español, asimismo incluido en los Sivatheriinae (MORALES y SORIA, 1981; MORALES, 1985), éste muestra unas características osteológicas y dentarias muy próximas a *Birgerbohlinia*, pero presenta algunas diferencias tales como miembros más gráciles, así como una dentición menos hispodonta, que permiten la separación de ambas formas. Además, la morfología de los premolares inferiores, a pesar de su fuerte variabilidad, suministra criterios adicionales para la distinción de las dos especies. Así, el P_2 de Crevillente es un diente más ancho, con protocónido mucho más robusto y con entocónido y entostílido más marcados y separados que en los ejemplares de *Decennatherium* de Los Valles de Fuentidueña, los cuales, a su vez, presentan siempre un parastílido claramente más individualizado. La morfología de los P_3 de *B. schaubi* (fig. 5) aun difiere más, pese a ser este diente muy variable, de la de los P_3 de *D. pachecoi* de Los Valles de Fuentidueña, en los que no existe un verdadero metacónido (MORALES y SORIA, 1981). Con respecto al P_4, el ejemplar de Crevillente (fig. 6), así como uno también inédito de Piera (VP 868), presentan, al contrario de lo que ocurre en las piezas homólogas de Los Valles de Fuentidueña, el protocónido e hipocónido totalmente separados, con un surco muy profundo en la muralla labial; además, en ambos ejemplares aparece un entocónido individualizado, no unido al hipocónido, que conforma, junto con el metacónido, una completa muralla lingual, carácter este al que solamente se aproxima alguno de los ejemplares de Los Valles. En general, se puede decir que *Birgerbohlinia* ofrece un estadio más avanzado que *Decennatherium* en el proceso de molarización de los premolares, a lo cual podemos también atribuir la particular morfología de la muralla lingual que presentan dos de los P^4 de Crevillente (CR2-652 y CR2-666).

La dentición de *B. schaubi*, salvando las diferencias de talla, está construida bajo el mismo patrón morfológico que la de *Sivatherium*, pero este hecho es poco significativo dada la constancia morfológica de la dentición en los sivaterinos. Así mismo, el esqueleto postcraneal de *Birgerbohlinia*, hasta donde es conocido, no se diferencia en proporciones de los sivaterinos del tipo *Bramatherium* o *Helladotherium*, teniendo extremidades menos robustas que las de *Sivatherium*, como MORALES y SORIA (1981) y GERAADS (1986) han evidenciado con respecto a las proporciones relativas de los metápodos.

Los caracteres generales del jiráfido de Crevillente-2, ahora atribuido a *B. schaubi*, no ofrecen dudas an cuanto a su inclusión en los Sivatheriinae. Así, la talla grande, miembros robustos, dos pares de osiconos muy desarrollados, dientes yugales anchos, premolares no reducidos y P_3 no molarizado, son rasgos que se han considerado típicos de dicha subfamilia (HAMILTON, 1978; GERAADS, 1986).

POSICIÓN SISTEMÁTICA DE *Birgerbohlinia*: FILOGENIA DE LOS SIVATHERIINAE

Durante mucho tiempo *Decennatherium pachecoi* y *Birgerbohlinia schaubi* fueron consideradas como formas problemáticas, difícilmente relacionables con el resto de los

jiráfidos. La razón de esta dificultad residía en la ausencia de información sobre su morfología craneal, pero también en gran medida en la gran constancia morfológica de la dentición y esqueleto postcraneal de la mayor parte de los jiráfidos, como HAMILTON (1978) y GERAADS (1986), en sendos trabajos sobre las relaciones filogenéticas de los jiráfidos, han puesto en evidencia.

Las razones por las que CRUSAFONT (1952) incluyó a *Decennatherium* dentro de los Giraffinae son un auténtico misterio, pero el hecho es que tanto su dentición como esqueleto postcraneal se muestra mucho más cercano a *Birgerbohlinia* o incluso a alguna especie de *Samotherium* que a cualquier Giraffinae (MORALES y SORIA, 1981). El cráneo de Matillas atribuido por MORALES (1985) a *D. pachecoi*, parece definitivamente resolver esta cuestión, ya que se muestra muy próximo al descrito por COLBERT (1935) como *Sivatherium giganteum*, compartiendo con él la morfología, posición y proyección hacia delante de los osiconos anteriores, siendo la diferencia más acusada entre ambos cráneos, fuera de las dimensiones, el mayor acortamiento de la región facial de *S. giganteum*.

La inclusión de *Birgerbohlinia* en los sivaterinos, propuesta por CRUSAFONT (1952), parecía más razonable, como así ha venido a demostrar el nuevo material de Crevillente-2. *Decennatherium* y *Birgerbohlinia* poseen un gran interés a la hora de dilucidar las relaciones filogenéticas de los sivaterinos.

Así, en *Decennatherium* puede comprobarse que, ya desde el Vallesiense inferior, osiconos supraorbitales próximos a los de *Sivatherium* se hallan asociados a un esqueleto postcraneal aún poco robusto y a una dentición relativamente primitiva. Mientras que en *Birgerbohlinia* puede verse con claridad que el enorme desarrollo de los osiconos posteriores, que caracteriza a *Sivatherium*, ya ha sido alcanzado en el Turoliense inferior, estando estos osiconos asociados a un esqueleto postcraneal ligeramente más robusto que el de *Decennatherium* y a una dentición similar a la de este último género. La posibilidad de que *Decennatherium* y *Birgerbohlinia* puedan agruparse en un sólo género no debe desecharse *a priori*, y si ulteriores hallazgos probasen que *Decennatherium* poseía osiconos posteriores comparables en desarrollo a los de *Birgerbohlinia*, ambos géneros podrían sinonimizarse. Por el momento parece más operativo mantener el estatus genérico de ambos.

Otro aspecto interesante que merece una breve discusión es el número y posición de los osiconos de *Birgerbohlinia*. Así, los tres osiconos hallados en Crevillente-2 pueden considerarse como pertenecientes a un mismo individuo; este argumento se basa en que los tres fueron hallados juntos y asociados a dentición superior de un mismo individuo, así como dos petrosas de lados contrarios y fragmentos óseos diversos, entre los que indudablemente se encuentran los restos del cuarto osicono (fig. 7). Todos estos restos son interpretados como pertenecientes a un único cráneo. Este fenómeno no es excepcional en Crevillente-2, ya que una de las características tafonómicas de dicho yacimiento es que gran parte de los restos, aunque en general desarticulados, presentan una disposición espacial en forma de agregados de elementos pertenecientes a un mismo individuo (ALBERDI y MONTOYA, 1988; MONTOYA, 1990).

Así pues, parece razonable pensar que *Birgerbohlinia schaubi* de Crevillente-2, al igual que el resto de los sivaterinos, poesía dos pares de osiconos. La homologación de estos osiconos con los de *Sivatherium*, es decir, los más grandes posteriores y el pequeño anterior (FALCONER y CAUTLEY, 1836; COLBERT, 1935; SINGER y BONÉ, 1960; HARRIS, 1974; 1976*a* y *b*; GERAADS, 1985), parece la hipótesis más plausible. Por una parte sólo en este género se encuentran osiconos tan desarrollados como en *Birgerbohlinia*, siendo además morfológicamente semejan-

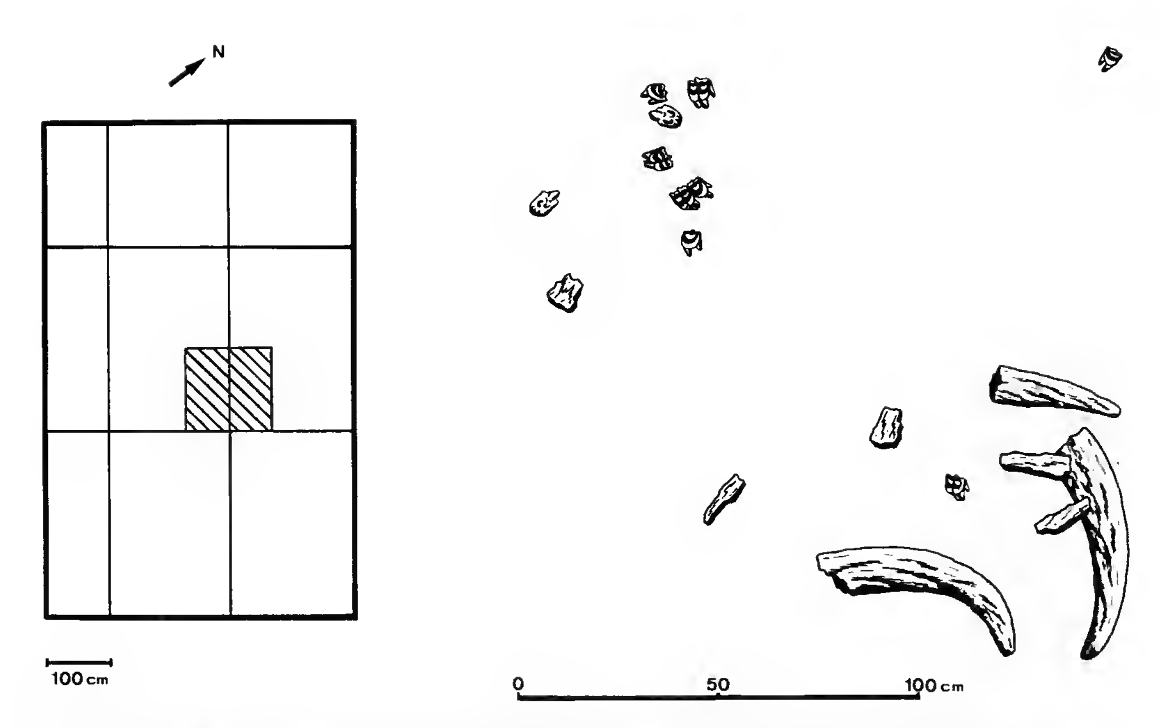


Fig. 7. — Distribución espacial de una asociación de restos craneales, pertenecientes a *B. schaubi* de Crevillente-2, compuesta por tres osiconos completos, varios fragmentos de otro osicono, dos petrosas, y dentición superior. A la izquierda se muestra la posición que presenta dicha asociación (zona rayada), dentro de una de las áreas excavadas (cuadrícula S) en el yacimiento.

tes en ambos géneros, y por otra parte *Bramatherium*, género en el que los osiconos anteriores son más grandes que los posteriores (Colbert, 1935; Lewis, 1939; Godina, 1977), la diferencia en talla entre ambos pares es menor y mismo tiempo los osiconos mayores anteriores son claramente más rectilíneos y aparentemente no presentan torsión o ésta es muy escasa. El osicono más pequeño de Crevillente-2 parece no obstante algo distinto de los osiconos anteriores de *Sivatherium giganteum*, que son más cónicos y cortos, y que los de *Sivatherium maurusium*, que están comprimidos transversalmente y son, también en relación a los posteriores, muy pequeños (Geraads, 1985). Sin embargo estas diferencias se atenuan si comparamos con *Sivatherium hendeyi* (Harris, 1976*b*) especie en la que los osiconos anteriores alcanzan un elevado grado de desarrollo, siendo similares morfológicamente a los de *Birgerbohlinia*, aunque en la forma sudafricana tanto los osiconos anteriores como los posteriores son más gráciles. La posibilidad apuntada por Hendey (en Geraads, 1985) de que el osicono anterior de *S. hendeyi* pertenezca a un Paleotraginae y que este sivaterino estuviese desprovisto de osiconos anteriores, parece poco fundada si nos atenemos a los nuevos hallazgos de Crevillente-2, a la propia morfología del osicono en cuestión y al hecho de que éste posee un gran sinus basal, ausente en los paleotraginos. Por estos motivos, al menos en lo referente al tamaño relativo y morfología de los osiconos, *Birgerbohlinia schaubi* se acerca más a *Sivatherium hendeyi* que a cualquier otro sivaterino (a excepción de lo argumentado con

respecto a *Decennatherium*); sin embargo, la especie sudafricana, debido a su talla y a la robustez del esqueleto postcraneal, se diferencia bien de la forma española y se relaciona con el resto de las especies de *Sivatherium*.

Parece ahora claro que los sivaterinos están ya bien diferenciados del resto de los jiráfidos, al menos desde el Vallesiense inferior, siendo *Decennatherium pachecoi* la forma más antigua que presenta con pocas dudas las características típicas de este grupo. Las relaciones de esta forma, y en conjunto del resto de los sivaterinos, con las especies prevallesienses, que razonablemente pueden atribuirse a la familia Giraffidae, no son fáciles de establecer, fundamentalmente debido a la ausencia de criterios claros, derivados de la gran homogeneidad de la dentición y del esqueleto postcraneal de los jiráfidos prevallesienses. De estos, sólo dos géneros podrían relacionarse con cierta verisimilitud con los sivaterinos : *Giraffokeryx* (PILGRIM, 1910, 1911 ; COLBERT, 1933) e *Injanatherium* (HEINTZ *et al.*, 1981 ; MORALES *et al.*, 1987). Ambos géneros comparten con los sivaterinos la posesión de dos pares de osiconos, aunque en éstos, los anteriores son preorbitales y los posteriores supraorbitales, algo desplazados posteriormente. La posesión de dos pares de osiconos es ciertamente una sinapomorfía que podría definir al conjunto de los sivaterinos y, aunque no es exclusiva suya, aparece de forma constante en el grupo.

La posición de los dos pares de osiconos, al contrario, sería un caracter plesiomórfico de estos dos géneros con respecto al resto de los sivaterinos. Así, los osiconos anteriores de *Giraffokeryx* o de *Injanatherium*, en posición preorbital, habrían migrado progresivamente hacia una posición supraorbital, mientras que los posteriores se habrían retrasado más. Ciertamente esta es una solución sencilla para relacionar *Giraffokeryx* e *Injanatherium* con los sivaterinos, como ya había sugerido HAMILTON (1978) para el primero de estos dos géneros.

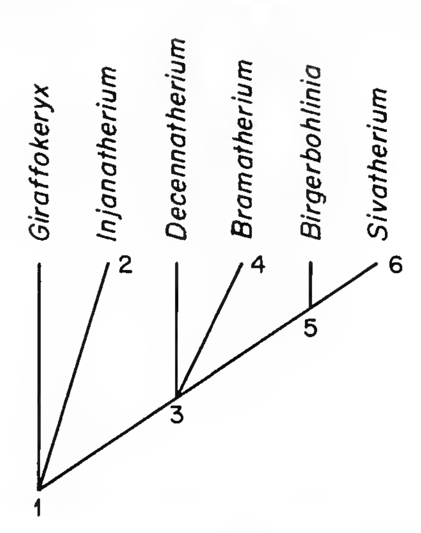


FIG. 8. — Cladograma de la subfamilia Sivatheriinae. **1** : Dos pares de protuberancias craneales (osiconos). Las anteriores en posición preorbital, las posteriores supraorbitales. Sinus frontales bien desarrollados. Osiconos con sinus basales. Estos dos últimos caracteres no están comprobados en *Giraffokeryx*. **2** : Osiconos posteriores en posición horizontal. **3** : Osiconos anteriores en posición supraorbital. Extremidades robustas. **4** : Osiconos anteriores fusionados en una base común y mayores que los posteriores. **5** : Osiconos posteriores muy desarrollodos. **6** : Talla general grande, extremidades muy robustas.

Posición contraria es la expresada por GERAADS (1986), que no considera el número de osiconos como característica significativa, aunque ve en los cuernos de *Giraffokeryx* un buen estadio morfológico transicional entre los apéndices supraorbitales simples y los cuernos posteriores complejos de los sivaterinos. La posibilidad apuntada por este mismo autor, de una posible derivación de *Giraffokeryx* de una forma próxima a *Canthumeryx*, parece bastante real, como fue también señalada por MORALES *et al.* (1987) para *Injanatherium*. Este último género además comparte con los sivaterinos la fuerte neumatización del cráneo y el desarrollo de sinus cornuales, caracteres no descritos para *Giraffokeryx*, pero que podría poseer. Estos sinus frontales están, por otra parte, ya desarrollados en *Canthumeryx* (= *Zarafa*) (HAMILTON, 1973), pero sólo este carácter parece insuficiente para pensar que estamos ante un sivaterino. El cladograma de la figura 8 expresa estas ideas. Por razones evidentes, formas basadas en cráneos inermes como *Helladotherium* y *Karsimatherium* (GODINA, 1977) no pueden relacionarse con el resto y han sido excluidas del mismo.

HISTORIA BIOGEOGRÁFICA DE LOS SIVATHERIINAE

Diversos problemas subyacen a la hora de reconstruir la historia biogeográfica de los sivaterinos, Así, si en el apartado anterior hemos intentado interpretar las relaciones filogenéticas de las formas atribuidas a este grupo, no es menos cierto que estas relaciones se han basado en taxa definidos sobre material razonablemente completo, que incluía siempre restos craneales. Sin embargo, existen multitud de citas de sivaterinos basadas en material a todas luces insuficiente, que son simplemente fruto de determinaciones preliminares. El problema ya ha diso apuntado por GERAADS (1986) a propósito de la determinación de restos dentarios de Yugoslavia y Kenia, clasificados como *Giraffokeryx*, y que difícilmente pueden precisarse más allá del nivel de familia. Este caso es extensible a otras numerosas localidades; así, por ejemplo, la presencia de *Helladotherium* en Africa, independientemente de la problemática de este género, es dudosísima, y probablemente los restos atribuidos a este género ni siquiera pertenezcan a la subfamilia Sivatheriinae (CHURCHER, 1978). La presencia del grupo en los Siwaliks parece contínua desde el Aragoniense superior al Plioceno, sin embargo, la extensión estratigráfica de los taxa es imprecisa, no existiendo una revisión en detalle de los nuevos materiales, extraídos durante las últimas décadas, atribuidos a este grupo. Por otra parte, formas transicionales entre *Giraffokeryx* y *Bramatherium* por un lado y *Sivatherium* por otro, conocidas ahora en el Vallesiense y Turoliense de España, deberían por lógica estar presentes o tener sus equivalentes en los Siwaliks, sin embargo todas las determinaciones preliminares recientes siempre se han referido a los taxa previamente conocidos.

Las pautas bioestratigráficas y biogeográficas del grupo se reflejan an la figura 9, y aunque aparentemente tanto unas como otras podrían parecer congruentes, varios hechos llaman la atención. Uno ya ha sido señalado, que es la ausencia de equivalentes de *Decennatherium* y *Birgerbohlinia* en las faunas de Siwaliks que probablemente sea exclusivamente debida a la ausencia de revisiones sistemáticas recientes. Otros hechos, sin embargo, merecen ser discutidos. Así, llama la atención la aparente ausencia del grupo en las faunas chinas; por el contrario, en estas los Paleotraginae son relativamente abundantes, los cuales a su vez están ausentes en las faunas de los Siwaliks. La coexistencia de Paleotraginos y

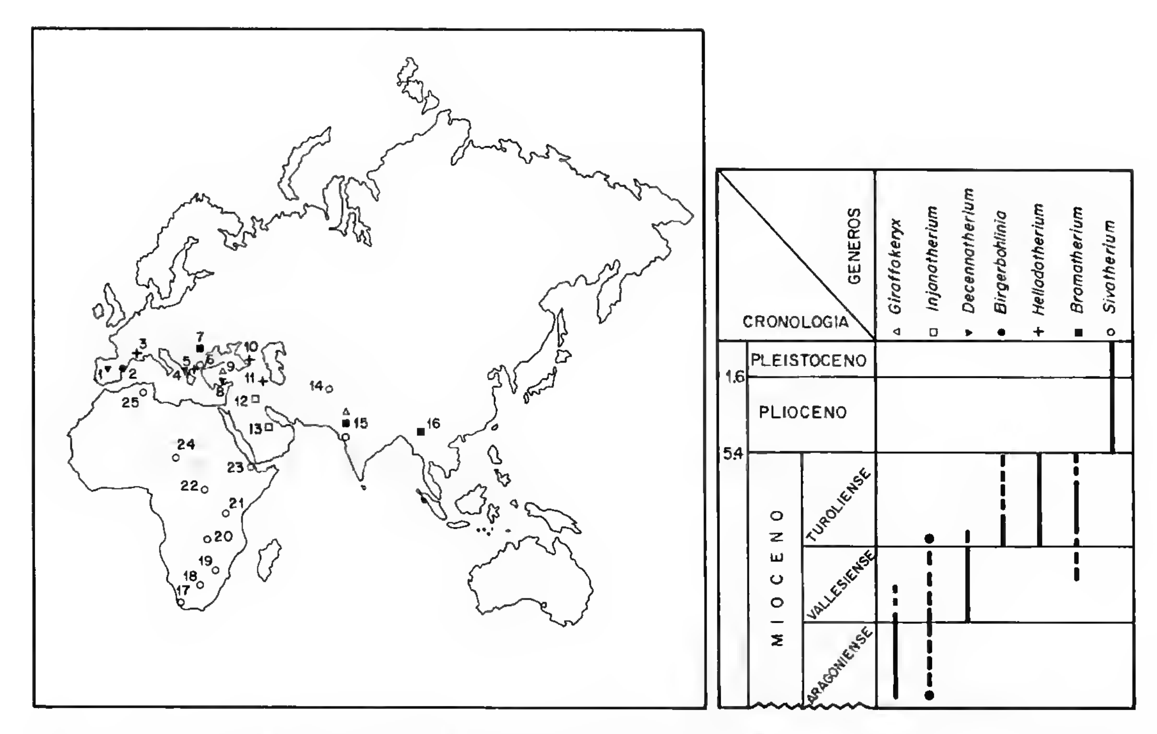


FIG. 9. — Distribución geográfica y estratigráfica de los géneros atribuidos a la subfamilia Sivatheriinae. **1** : Los Valles de Fuentidueña, Nombrevilla, Matillas y la Roma 2 (Vallesiense). **2** : Piera, Pte. Minero, Crevillente-2, Coneud y Venta del Moro (Turoliense). **3** : Mont Leberon (Turoliense). **4** : Ravin de la Pluie (Vallesiense superior o Turoliense inferior) (GERAADS, 1979). **5** : Ravin des Zouaves, Vathylakkos 3, Ravin x, Pikermi, Samos, Veles (Turoliense). **6** : Adrianópolis (Plioceno) (ABEL, 1904). **7** : Chisinishliya (Moldavia, URSS) (Turoliense). **8** : Kayadivi (Vallesiense) (comunicación personal de S. MOYÀ-SOLÀ). **9** : Pasalar (Aragoniense superior). **10** : Karsimat-Kari (Georgia, URSS) (Turoliense). (Forma determinada como *Karsimatherium balazeticum* (Ver GODINA, 1977) se incluye junto con *Helladotherium*, género de posición sistemática incierta dentro de la subfamilia Sivatheriinae). **11** : Maragha (Irán) (Turoliense). **12** : Injana (Irak) (Turoliense inferior). **13** : Al Jadidah (Arabia Saudí) (Aragoniense superior). **14** : Kuruksai (Tajikistan, URSS) (Plioceno). **15** : Siwaliks (Aragoniense superior a Plioceno). **16** . Irrawady (Birmania) (Turoliense). **17** : Langebaanweg (*Sivatherium hendeyi*) (Plioceno), Elandsfontein y Bloembosch (*Sivatherium maurusium*) (Pleistoceno medio) (Sudáfrica). **18-25** : Areas con *Sivatherium maurusium* (Plioceno-Pleistoceno); detalle sobre las localidades en CHURCHER (1978) y GERAADS (1985); **18** : Tierfontein, Cornelia, Florisbad y Barkly West (Pleistoceno) (Sudáfrica); **19** . Makapansgart, Kalkbank y Swartkrans (Pleistoceno) (Sudáfrica); **20** : Broken Hill (Zambia) y Chiwondo Beds (Malawi) (Pleistoceno); **21** : Bourillé y Todenyang (Lago Turkana, Etiopía) (Plioceno), Kagua, Marsabit Road, Koobi Fora, Rawe y Olorgesaille (Kenia) (Pleistoceno), Kaiso y Olduvai (Tanzania) (Pleistoceno); **22** : Bahr el Ghazel (Sudán) (Pleistoceno); **23** : Anabo Koma (Djibouti) (Pleistoceno); **24** : Koro Toro (chad) (Pleistoceno); **25** : St. Charles (Argelia) (Plioceno), Setif y Chaachas (Argelia) (Pleistoceno), Hamada Damous, Aim Brimba, Garet Ichkeul y Djebel Sehib (Túnez) (Pleistoceno).

Sivaterinos es frecuente en yacimientos turolienses (Pikermi, Maragha, etc.), por lo que apelar a competencia ecológica para explicar esta distribución podría ser erróneo. Más parece que pueda explicarse desde un punto de vista biogeográfico, apelando al papel efectuado como barrera geográfica por la orogenia alpina, tal y como han argumentado BRUNET y HEINTZ (1983).

Otro aspecto notable es la ausencia de sivaterinos en Africa antes del Plioceno. Así, como hemos ya señalado, la presencia de *Giraffokeryx* y *Helladotherium* es dudosa y no puede tenerse en cuenta : sólo a partir del Plioceno inferior se detecta con seguridad la presencia ya continuada hasta tiempos recientes de *Sivatherium*. Por el contrario, la presencia de paleotraginos parece segura con *Palaeotragus primaevus* y *Palaeotragus germaini* (Arambourg, 1959; Churcher, 1970, 1978; Hamilton, 1978), mientras que *Samotherium africanum* (Churcher, 1970: 1978) posee una problemática más especial y en nuestra opinión, la pertenecia de los osiconos descritos por este autor a un sivaterino no puede descharse *a priori*.

En definitiva, los sivaterinos aparecen en el registro fósil durante el Aragoniense superior, restringidos a dos áreas : el Subcontinente Indopakistaní y la Península Arábiga-Mesopotamia. Su presencia en Africa en esta época no puede excluirse definitivamente pero quedaría por demostrar. También recientemente, Gentry (1990) ha citado la presencia de *Giraffokeryx* en Pasalar (Turquía), pero esta determinación está sujeta a toda la problemática expresada anteriormente. A partir del Vallesiense, el grupo se expande fuertemente, alcanzando la Peninsula Ibérica y prácticamente todo el dominio geográfico comprendido entre ésta y el Subcontinente Indopakistaní. Los sivaterinos parecen haber sido durante el Vallesiense y Turoliense elementos habituales de estas faunas, pero fuera de los Siwaliks sólo fueron abundantes en escasos yacimientos; así, en Los Valles de Fuentidueña, Nombrevilla, Piera y en menor medida Crevillente-2, ellos forman un componente importante de la fauna de rumiantes. En España su abundancia declina drásticamente en el Turoliense medio y su última presencia segura ocurre en Venta del Moro (MN 13).

En otras áreas, particularmente en Grecia, también el grupo desaparece hacia finales del Mioceno, y los escasos jiráfidos supervivientes son paleotraginos. Finalmente, una última expansión del grupo se produce a comienzos del Plioceno, con la entrada en Africa de *Sivatherium*, género común durante todo el Plioceno y Pleistoceno africano y que ocupará la práctica totalidad de este continente. El grupo se extingue durante el Pleistoceno superior en Africa.

Conclusiones

El yacimiento Turoliense inferior de Crevillente-2 ha suministrado un importante conjunto de restos fósiles de un gran jiráfido que se ha clasificado como *Birgerbohlinia schaubi* Crusafont, 1952, género y especie descritos en Piera (Barcelona). La presencia de protuberancias craneales, prácticamente desconocidas en la localidad tipo, permiten confirmar la atribución de este género a la subfamilia Sivatheriinae. *Birgerbohlinia* se sitúa en una posición sistemática intermedia entre las formas Aragonienses con dos pares de osiconos (*Giraffokeryx* e *Injanatherium*) y las especies terminales del grupo, incluidas dentro de *Sivatherium*; particularmente las protuberancias craneales de la forma española pueden homologarse con las de *Silvatherium hendeyi*, descrito por Harris (1976*b*) en Langebaanweg (Sudáfrica).

Se propone un cladograma para la subfamilia Sivatheriinae: los sivaterinos pueden definirse como jiráfidos con dos pares de osiconos, neumatización del cráneo y presencia de sinus cornuales. El estadio plesiomórfico del grupo estaría representado por *Giraffokeryx* e *Injanatherium*. *Decennatherium*, con osiconos anteriores retrasados a una posición supraorbital y esqueleto postcraneal con acusada tendencia a la robustez, representa el siguiente estadio en

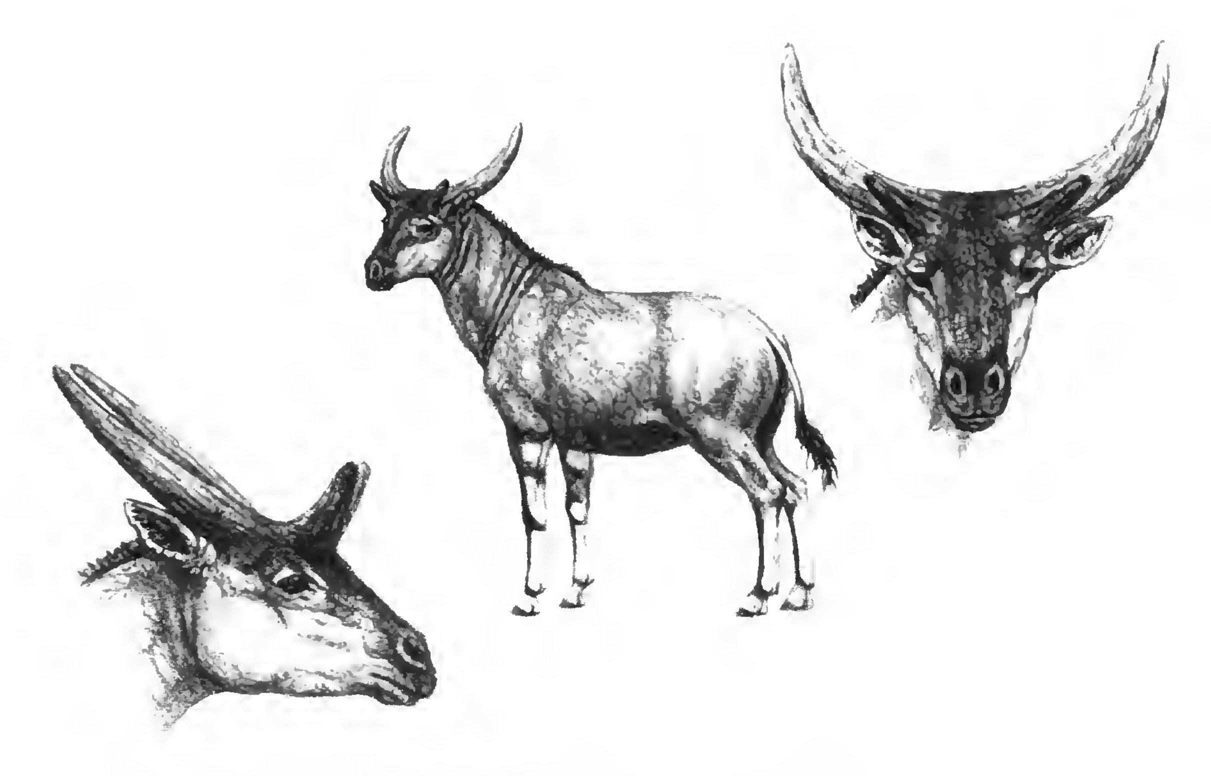


FIG. 10. — Reconstrucción ideal de *Birgerbohlinia schaubi*. Dibujos realizados por Mauricio ANTÓN.

la evolución del grupo. *Birgerbohlinia* y *Sivatherium* aparecen como géneros hermanos compartiendo, como carácter derivado, el enorme desarrollo de las protuberancias posteriores, mientras que *Bramatherium*, con las protuberancias anteriores fusionadas en una base común y de mayor desarrollo que las posteriores, comparte con los tres géneros anteriores la posición supraorbital de los osiconos anteriores, formándose en el cladograma un punto triple.

El Subcontinente Indopakistaní y la Península Arábiga-Mesopotamia son las áreas donde se localizan los hallazgos más antiguos de la subfamilia, que ha tenido dos épocas de expansión bien diferenciadas; la primera, a partir del Vallesiense inferior, ha alcanzado la Península Ibérica, colonizando una amplia franja nortética. La segunda, datada en el Plioceno inferior, ha supuesto la amplia colonización de Africa por *Sivatherium*, género que se extingue durante el Pleistoceno superior. La ausencia de la subfamilia en las faunas chinas se atribuye al papel de barrera geográfica que han ejercido las cadenas alpinas durante el Neógeno. Mientras que su ausencia en Africa durante el Mioceno debe ser confirmada.

Agradecimientos

Al personal de la « Secció de Paleontologia del Museu Històric Municipal » de Novelda (Alicante) », por la cesión de parte del material aquí estudiado. Un agradecimiento especial al Dr. Leonard GINSBURG, que ha tenido la amabilidad de leer el manuscrito y cuyas sugerencias nos han sido de gran utilidad.

REFERENCIAS

ABEL, O., 1904. — Über einen fund von *Sivatherium giganteum* bei Adrianopel. *Sitz. Kaiserl. Akad. Wissens. Wien*, **113** : 629-653.

ALBERDI, M. T., y P. MONTOYA, 1988. — *Hipparion mediterraneum* Roth & Wagner, 1855 (Perissodactyla, Mammalia) del yacimiento del Turoliense inferior de Crevillente (Alicante, España). *Mediterránea Ser. Geol.*, **7** : 107-143.

ALCALÁ, L., B. AZANZA, E. CERDEÑO, M. IÑESTA, J. R. JUAN, P. MONTOYA, P. MORA y J. MORALES, 1987. — Nuevos datos sobre los macromamíferos turolienses de Crevillente (Alicante). *Geogaceta*, **3** : 24-27.

ALCALÁ, L., y P. MONTOYA (en prensa). — Las faunas de macromamíferos del Turoliense inferior español. *Paleont. i Evol.*

ALCALÁ, L., C. SESÉ, E. HERRÁEZ y R. ADROVER, 1991. — Mamíferos del Turoliense inferior de Puente Minero (Teruel, España). *Bol. R. Soc. esp. Hist. nat.*, (Geol.), **86** (1-4) : 205-251.

ARAMBOURG, C., 1959. — Vertébrés continentaux du Miocène de l'Afrique du Nord. *Mém. Serv. Carte géol. Algérie*, **4** : 1-161.

BOHLIN, B., 1926. — Die Familie Giraffidae. *Palaeont. sin.*, **4** : 1-178.

BRUNET, M., y E. HEINTZ, 1983. — Interprétation paléoécologique et relations biogéographiques de la faune de vertébrés du Miocène supérieur d'Injana, Irak. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **44** : 283-293.

CHURCHER, C. S., 1970. — Two new upper Miocene girafids from Fort Ternam, Kenya, East Africa. *Palaeotragus primaevus* n. sp. and *Samotherium africanum* n. sp. *In* : L. S. B. LEAKEY & R. J. G. SAVAGE (eds.), Fossil Vertebrates of Africa, **2** : 1-109.

— 1978. — Giraffidae. *In* ; V. J. MAGLIO and H. B. S. COOKE (Eds), Evolution of African Mammals. Cambridge : Harward Univ. Press ; 509-535.

COLBERT, E. H., 1933. — A skull and mandible of *Giraffokeryx punjabiensis* Pilgrim. *Am. Mus. Novit.*, **632** : 1-14.

— 1935. — Siwalik mammals in the American Museum of Natural History. *Trans. Am. phil. Soc.*, N.S., **26** : 1-401.

CRUSAFONT, M., 1952. — Los jiráfidos fósiles de España. *Mem. Comun. Ins. geol. Dip. Barcelona*, **8** : 1-239, 47 lám.

FALCONER, H., y P. T. COUTLEY, 1836. — « Sivatherium giganteum » a New Fossil Ruminant Genus from the Valley of the Markanda in the Siwalik Branch of the Sub-Himalayan Mountains. *Asiat. Res.*, **19** : 1-24.

GENTRY, A. W., 1990. — Ruminant artiodactyls of Pasalar, Turkey. *J. human Evol.*, **19** : 529-550.

GERAADS. D., 1979. — Les Giraffinae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4ᵉ sér., **1**, C, (4) : 377-389.

— 1985. — *Sivatherium maurusium* (Pomel) (Giraffidae, Mammalia) du Pléistocène de la République de Djibouti. *Paläont. Z.*, **59** : 311-321.

— 1986. — Remarques sur la systématique et la phylogénie des Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia). *Geobios*, **19** : 465-477.

GODINA, A. Ya., 1977. — On new finds of Sivatheriinae on the territory of the USSR. *J. palaeontol. Soc. India*, **20** : 21-25.

HAMILTON, W. R., 1973. — The lower Miocene ruminants of Gebel Zelten, Lybia. *Bull. Brit. Mus. nat. Hist.*, (Geol.), **21** : 73-150.

— 1978. — Fossil giraffes from the Miocene of Africa and a revision of the phylogeny of the Giraffoidea. *Philos. Trans. R. Soc. London*, B, **283** (996) : 165-229, 5 lám.

HARRIS, J. M., 1974. — Orientation and variability in the ossicones of African Sivatheriinae (Mammalia : Giraffidae). *Ann. S. Afr. Mus.*, **65** (6) : 189-198.

— 1976*a*. — Pleistocene Giraffidae (Mammalia, Artiodactyla) from East Rudolf, Kenya. *In* : R. J. G. SAVAGE (ed.), Fossil Vertebrates of Africa. Academic Press London, vol. 4 : 283-332.

— 1976*b*. — Pliocene Giraffoidea (Mammalia, Artiodactyla) from the Cape Province. *Ann. S. Afr. Mus.*, **69** : 325-353.

HEINTZ, E., 1970. — Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne (II). *Mém. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, (C), **22** : 1-206.

HEINTZ, E., M. BRUNET y S. SEN, 1981. — Un nouveau Giraffidé du Miocène supérieur d'Irak : *Injanatherium hazimi* n. g., n. sp. *C. r. Acad. Sci., Paris,* **292** : 423-426.

LEWIS, G. E., 1939. — A new *Bramatherium* skull. *Am. J. Sci.*, **237** : 275-280.

MEIN, P., 1975. — Proposition de Biozonation du Néogène Méditerranéen à partir des mammifères. *Trab. Neóg. Cuat.*, **4** : 112.

MONTENAT, C., y M. CRUSAFONT, 1970. — Découverte de Mammifères dans le Néogène et le Pléistocène du Levant espagnol (Provinces d'Alicante et de Murcia). *C. r. Acad. Sci., Paris,* **270** : 2434-2437.

MONTOYA, P., 1990. — Primeros datos sobre la tafonomía de Crevillente-2. Com. Reunión de Tafanomía y fosilización. Madrid, 1990 : 237-244.

MORALES, J., 1985. — Nuevos datos sobre *Decennatherium pachecoi* Crusafont, 1952 (Giraffidae, Mammalia) : descripción del cráneo de Matillas. *Col-Pa,* **40** : 51-58.

MORALES, J., y D. SORIA, 1981. — Los Artiodáctilos de Los Valles de Fuentidueña (Segovia). *Estudios geol.*, **37** : 477-501.

MORALES, J., D. SORIA y H. THOMAS, 1987. — Les Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) d'Al Jadidah du Miocène moyen de la Formation Hofuf (province du Hasa, Arabie Saoudite). *Geobios,* **20** : 441-467.

PILGRIM, G. E., 1910. — Notices of new mammalian genera and species from the Tertiaries of India. *Rec. geol. Surv. India,* **40** : 63-71.

— 1911. — The fossil Giraffidae of India. *Palaeontol. indica,* N.S., **4** (1) : 1-29.

SINGER, R., y E. L. BONÉ, 1960. — Modern giraffes and the fossil giraffids of Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, **45** : 375-603.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **13**, 1991,
section C, nos 3-4 : 201-227.

Nouveaux Condylarthres du Paléocène inférieur de Tiupampa (Bolivie)

par Christian DE MUIZON et L. G. MARSHALL

Résumé. — Quatre nouveaux spécimens de Condylarthres provenant des couches du Paléocène inférieur de la Formation Santa Lucía à Tiupampa sont décrits dans ce travail. Les deux premiers spécimens, une portion de mandibule et un maxillaire incomplet, sont attribués à un nouveau taxon, *Pucanodus gagnieri* nov. gen., nov. sp., rapporté aux Hyopsodontidae Mioclaeninae. Il se caractérise, entre autres, par la faible longueur de sa M_3 qui le fait différer des autres formes connues à Tiupampa. Une mandibule incomplète est rapportée à *Andinodus boliviensis* Muizon & Marshall, 1987*b*. La présence, sur le spécimen, d'une M_3, dent jusqu'alors inconnue chez cette espèce, permet d'en redéfinir l'attribution systématique. *A. boliviensis*, considéré initialement comme un Phenacodontidae ou un Didolodontidae, est, à la lumière de ce nouveau spécimen, interprété comme un Hyopsodontidae ou un Didolodontidae. Une quatrième mâchoire, portant deux prémolaires supérieures, est attribuée à cf. *Mimatuta*, un Periptychidae, et constitue, selon les auteurs, le seul représentant de cette famille connu en Amérique du Sud. Sur ce sous-continent, Hyopsodontidae et Periptychidae ne sont connus qu'à Tiupampa. Hormis la possible appartenance d'*A. boliviensis* aux Didolodontidae, la faune de Condylarthres de Tiupampa possède des affinités nettement nord-américaines. La présence des plus anciens Hyopsodontidae dans le Paléocène inférieur des deux Amériques est un argument en faveur d'un interchange de faunes continentales à cette époque ou au Crétacé terminal. Par ailleurs, l'absence d'Euthériens dans les faunes de Mammifères du Campano-Maastrichtien d'Argentine semble favoriser l'hypothèse d'une migration Nord-Sud.

Mots-clés. — Mammalia, Condylarthra, Paléocène inférieur, Bolivie.

Resumen. — Cuatro nuevos especímenes de condilartros procedentes de las capas del Paleoceno inferior de la Formación Santa Lucía en Tiupampa (Bolivia), están descritos en este trabajo. Los dos primeros especímenes, una porción de mandíbula y un maxilar incompleto, están atribuidos a un nuevo taxón, *Pucanodus gagnieri* nov. gen., nov. sp., el cual pertenece a los Hyopsodontidae, Mioclaeninae. Se caracterisa, entre otros, por la reducción de la longitud de su M_3, lo que lo hace diferir de las otras formas conocidas en Tiupampa. Una mandíbula incompleta está atribuida a *Andinodus boliviensis* Muizon & Marshall, 1987*b*. La presencia sobre el especimen de una M_3, diente hasta ahora desconocido en esta especie, permite una redefinición de su atribución sistemática. *A. boliviensis*, considerado inicialmente como Phenacodontidae o Didolodontidae, está, a la luz de este nuevo especimen, determinado como Hyopsodontidae o Didolodontidae. Una cuarta quijada, llevando dos premolares superiores, está atribuida a cf. *Mimatuta*, un Periptychidae, y contituye, según los autores, el único representante de esta familia conocido en Sudamérica. En este sub-continente, Hyopsodontidae y Periptychidae están conocidos unicamente en Tiupampa. Excepto la posible pertenencia de *A. boliviensis* a los Didolodontidae, la fauna de condilartros de Tiupampa presenta afinidades nitidamente norteamericanas. La presencia de los más antiguos Hyopsodontidae conocidos, en el Paleoceno inferior de las dos Américas es un argumento a favor de un intercambio de faunas continentales en esta época o en el Cretácico terminal. Por otra parte, la ausencia de euterios en las faunas de mamíferos del Campano-Maastrichtiano de Argentina parece favorecer la hypótesis de una migración Norte-Sur.

Palabras-claves. — Mammalia, Condylarthra, Paleoceno inferior, Bolivia.

Abstract. — Four new specimens of Condylarthra are described from the Early Paleocene of the Santa Lucía Formation at Tiupampa. The first two specimens, one portion of mandible and one

incomplete maxilla, are referred to a new taxon, *Pucanodus gagnieri* nov. gen., nov. sp., regarded as a Hyopsodontidae, Mioclaeninae. It is defined, among others, by the reduction of its M_3 and, in this respects, differs from the other condylarths known at Tiupampa. An incomplete mandible is referred to *Andinodus boliviensis* Muizon & Marshall, 1987*b*. The occurrence of a M_3, a tooth up to now unknown in *A. boliviensis*, allows a reconsideration of its systematic attribution. *A. boliviensis*, initially regarded as a Phenacodontidae or Didolodontidae, is, at the light of this new specimen, considered as a Hyopsodontidae or Didolodontidae. A fourth jaw with two upper premolars is referred to cf. *Mimatuta*, a Periptychidae, and represents, according to the authors, the only known member of this family in South America. On this sub-continent, hyopsodontid and periptychids condylarths are known only at Tiupampa. With the exception of the possible relationships of *A. boliviensis* to the Didolodontidae, the Tiupampa condylarth fauna shows obvious North-American affinities. The co-occurrence of the oldest Hyopsodontidae in the Early Paleocene of both Americas lends support for an interchange of continental faunas at this time or during the Latest Cretaceous. Furthermore, the lack of eutherians in the mammalian faunas of the Campano-Maastrichtian of Argentina would favour the hypothesis of a North-South migration.

Key words. — Mammalia, Condylarthra, Early Paleocene, Bolivia

C. DE MUIZON, *URA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France.*

L. G. MARSHALL, *Institute of Human Origins 2453 Ridge Road, Berkeley, California 94709 USA.*

Depuis 1982, un programme de coopération bolivien, français et américain, dirigé par les auteurs, a permis la découverte, la récolte et l'étude d'une très riche faune de mammifères du Paléocène inférieur dans le gisement de Tiupampa situé à environ 95 km au sud-est de Cochabamba (65°35′ W, 18°02′ S), province de Mizque, département de Cochabamba, Bolivie Centrale (voir MARSHALL & MUIZON, 1988, pour une récapitulation de l'historique et de la bibliographie). Marsupiaux et Placentaires sont abondants et de nombreux groupes sont représentés. Les Condylarthres font partie de cette faune et, bien que les spécimens soient peu abondants, ils présentent une grande diversité taxonomique. Jusqu'à présent, trois taxons ont été décrits et nommés : *Molinodus suarezi* Muizon & Marshall, 1987*a*, *Tiuclaenus minutus* Muizon & Marshall, 1987*b* et *Andinodus boliviensis* Muizon & Marshall, 1987*b*. Plusieurs autres taxons nouveaux et non décrits ont été récoltés entre 1982 et 1989, et sont à l'étude par les auteurs. Toutefois, nous pensons qu'il est urgent de faire connaître quatre spécimens découverts en 1987 et 1989, et qui constituent une importante contribution à la connaissance de la faune de Tiupampa. Deux spécimens sont attribués à un nouveau genre et espèce d'Hyopsodontidae : une hémimandibule droite presque complète, portant P_3-M_3, et un fragment de maxillaire rapporté à la même espèce et présentant M^1-M^3 en parfait état de conservation. Les deux autres spécimens sont un fragment de mandibule d'*Andinodus boliviensis* Muizon & Marshall, 1987*b* portant M_2-M_3 et un fragment de maxillaire avec P^3-P^4 d'un Condylarthre se rapportant à la famille des Periptychidae.

Dans cet article nous décrivons et interprétons ces spécimens qui apportent des données nouvelles sur la systématique et la phylogénie des Condylarthres de Tiupampa ainsi que sur l'origine des Condylarthres sud-américains.

Les niveaux rouges de la localité de Tiupampa, et la faune de Vertébrés qui y fut découverte, furent initialement placés dans la Formation El Molino d'âge Maastrichtien (MARSHALL *et al.*, 1983 ; MUIZON *et al.*, 1983 ; MUIZON *et al.*, 1984 ; MARSHALL *et al.*, 1988).

Toutefois des études récentes ont montré que les couches de Tiupampa appartenaient en fait à la Formation Santa Lucia, d'âge Paléocène inférieur (GAYET *et al.*, sous presse). Le type de *Pucanodus gagnieri* (MHNC-P 1239) et le nouveau spécimen d'*Andinodus boliviensis* (MHNC-P 1241) ont été découverts sur le Site 2. Le maxillaire rapporté à *Pucanodus gagnieri* (MHNC-P 1240) et le fragment de maxillaire portant P^3 et P^4 (MHNC-P 1242) proviennent du Site 1, à savoir le lieu où a été prélevée la majeure partie du sédiment lavé. Le type d'*Andinodus boliviensis* (YPFB Pal 6120) a été découvert sur le Site 6; des cartes de localisation de ces sites sont données par GAYET *et al.* (sous presse, fig. 4) et par MUIZON & MARSHALL (sous presse, fig. 1). Les Mammifères de Tiupampa représentent la faune type de l'étage mammalien Tiupampéen (ORTIZ JAUREGUIZAR & PASCUAL, 1989; MARSHALL, 1989; PASCUAL & ORTIZ JAUREGUIZAR, 1990; PASCUAL & ORTIZ JAUREGUIZAR, sous presse).

ABRÉVIATIONS : MHNC-P : collections de paléontologie du « Museo de Historia Natural de Cochabamba », Bolivie; MNRJ : Museu nacional do Rio de Janeiro, Brésil; YPFB-Pal : collections de paléontologie du « Centro de Tecnologia petrolera » de « Yacimientos Petrolíferos y Fiscales de Bolivia », Santa Cruz, Bolivie.

Ordre CONDYLARTHRA Cope, 1881

Famille HYOPSODONTIDAE Trouessart, 1879

Sous-famille MIOCLAENINAE Osborn & Earle, 1895

PUCANODUS gen. nov.

DIAGNOSE : La même que celle de l'unique espèce du genre.

ESPÈCE-TYPE : *Pucanodus gagnieri* nov. sp.

DERIVATIO NOMINIS : Du quechua « Puca » signifiant rouge, pour rappeler la couleur des couches de la Formation Santa Lucía à Tiupampa et du grec οδοσ, dent.

Pucanodus gagnieri nov. sp.
(Fig. 1-2; pl. I-II)

DIAGNOSE : Espèce voisine en taille de *Tiuclaenus*, bien que légèrement plus grande; P_3-M_3 beaucoup plus larges en valeurs relative et absolue que celles de *Tiuclaenus*; P_4 sans métaconide; M_3 très courte portant un bassin du talonide plus vaste que chez *Tiuclaenus*, un entoconide modifié en entocristide comme chez *Promioclaenus*, et un hypoconulide très peu développé; molaires supérieures sans hypocône ni cingulum labial. Cette espèce diffère de *Molinodus suarezi* et d'*Andinodus boliviensis* par sa taille nettement plus petite et par le très court talonide de la M_3 et de *Molinodus suarezi* par l'absence de cingulum labial aux molaires supérieures.

SPÉCIMEN-TYPE : Une portion importante d'hémimandibule droite (MHNC-P 1239) avec P_3 (dont il manque l'apex de la couronne) et P_4-M_3 complètes (M_1 très usée, M_2 modérément usée et M_3 peu usée).

HYPODIGME : Le spécimen-type (MHNC-P 1239) et une portion de maxillaire droit rapportée à la même espèce que le type (MHNC-P 1240). Ce spécimen comporte les trois molaires (M^1 et M^2 très légèrement usées, M^3 intacte).

DERIVATIO NOMINIS : En l'honneur de Pierre-Yves GAGNIER, paléontologue canadien, qui a participé à la plupart des missions à Tiupampa et qui a récolté certains des plus beaux spécimens tels que des crânes et squelettes de *Pucadelphys andinus*.

DESCRIPTION

Le dentaire de *Pucanodus gagnieri* est relativement gracile par rapport aux formes trouvées habituellement à Tiupampa. Bien que légèrement plus robuste, il est sur ce plan voisin de celui de *Tiuclaenus*. Sous le milieu de la M_2, sa hauteur est de 4,7 mm et sa largeur de 3,0 mm. Un petit foramen mentonnier est observable sur le flanc lingual à mi-hauteur de l'os, sous la racine antérieure de la P_4. L'extrémité antérieure de la fosse massétérine est nettement postérieure au talonide de la M_3 de même que le bord antérieur de la branche ascendante. Le bord ventral du dentaire est régulièrement convexe ventralement tandis qu'il devient légèrement concave sous la région antérieure de la fosse massétérine.

Les P_3 et P_4 de *Pucanodus* sont des dents robustes et massives. En vue occlusale le contour de la P_3 est ovale, tandis que celui de la P_4 est plutôt subrectangulaire. Elles sont d'une longueur comparable et P_4 est légèrement plus large que P_3. Elles présentent une cuspide centrale ventrue (protoconide) composant l'essentiel de la couronne, une petite cuspide antérieure (paraconide) et un bourrelet postérieur allongé transversalement (talonide), celui de P_4 étant plus développé que celui de P_3.

M_1 et M_2 sont à peu près rectangulaires mais sur M_1 le trigonide est légèrement plus étroit que le talonide, tandis que c'est l'inverse sur M_2. La M_3 a une forme ovale, et n'est qu'à peine plus longue que la M_2. Sur les trois dents le talonide est un peu plus court que le trigonide. En vue latérale, le trigonide est plus haut que le talonide. Un très léger cingulide antérieur s'observe à la base du trigonide sur les trois molaires.

La M_1 est une dent très usée dont la morphologie est fortement oblitérée. On peut toutefois noter sur la face linguale du trigonide un léger infléchissement labial de l'émail séparant un gros métaconide et un paraconide plus petit mais bien développé.

La M_2, bien que passablement usée, montre, en vue occlusale, un protoconide et un métaconide subégaux en taille tandis qu'en vue latérale le métaconide est légèrement plus haut. Le paraconide est environ deux fois moins volumineux que le métaconide auquel il est fusionné à sa base. Le bassin du trigonide est endommagé par l'usure, mais il est clair qu'il était plus élevé que celui du talonide. Un ectoflexide important marque la séparation entre protoconide et hypoconide qui, en vue occlusale, sont à peu près de mêmes dimensions. Les flancs labiaux de ces deux cuspides sont assez fortement inclinés déplaçant ainsi leurs apex lingualement. Le bassin du talonide occupe un peu moins du quart postéro-lingual de la dent. Il est séparé de l'ectoflexide par une cristide obliqua très basse, joignant le bord postéro-labial du métaconide et le bord antéro-lingual de l'hypoconide. Le bassin lui-même est régulièrement concave et ouvert lingualement. L'entoconide est aplati antéro-postérieurement et fusionné à l'hypoconulide. Il forme une crête presque transversale, légèrement concave vers l'avant; il n'est pas en contact à sa base avec le métaconide, permettant ainsi l'ouverture linguale du bassin du talonide.

La M_3 est peu usée et montre assez nettement les relations des cuspides dentaires. Sur le trigonide, on observe un gros protoconide à flanc labial peu redressé, légèrement plus bas que le métaconide. Ce dernier, subégal en volume au protoconide, est accolé par sa base à un paraconide environ deux fois plus petit et apparemment légèrement plus bas (cette caractéristique est difficile à apprécier car le paraconide est beaucoup plus usé que le métaconide). Le bassin du trigonide forme une vallée en Y assez encaissée qui s'ouvre postérieurement sur le bord antéro-labial du bassin du talonide. L'hypoconide est la cuspide la plus usée de la dent. Il est séparé du protoconide par un profond ectoflexide qui s'avance lingualement presque jusqu'au centre de la couronne ; sa limite linguale est marquée par un léger bourrelet (cristide obliqua) qui joint le bord postéro-lingual du protoconide au bord antéro-lingual de l'hypoconide. Le flanc labial de l'hypoconide est, sur cette dent, plus redressé que celui du protoconide. Le bassin du talonide forme un peu moins du quart postéro-lingual de la couronne ; il est assez vaste et son bord antérieur est limité par la face postérieure renflée du métaconide. Postéro-lingualement, il est bordé par une crête oblique, concave antérieurement et formée par la fusion de l'hypoconide et de l'entoconide. Lingualement le bassin n'est pas aussi ouvert que sur M_2 car une petite crête allongée longitudinalement prolonge vers l'avant l'entoconide jusqu'à la base du métaconide ; il s'agit probablement d'une portion antérieure de l'entocristide ou de l'entocristide elle-même.

Un fragment de maxillaire portant M^1-M^3 (MHNC-P 1240) est ici attribué à *Pucanodus gagnieri*. Une faible portion de l'os est préservée, qui montre toutefois que le bord antérieur de la fosse temporale se situe à la limite M^2-M^3. Les trois molaires sont très peu usées et permettent une bonne étude de la morphologie dentaire.

La M^1 est une petite dent presque symétrique par rapport à un axe transverse. Elle possède de puissants antéro- et postéro-cingulums qui joignent parastyle et métastyle, respectivement à la base des flancs antérieur et postérieur du protocône. Aucun cingulum, ni lingual ni labial, n'est observable. Le bord labial de la dent présente un paracône et un métacône assez peu renflés, subégaux en volume et en hauteur, la centrocrista est très peu marquée. De légères préparacrista et prémétacrista joignent les apex des cuspides, respectivement aux para- et métastyles. Le protocône est très gros, presque deux fois plus développé que le paracône : il constitue à lui seul presque le tiers lingual de la couronne. Son flanc lingual est peu redressé, indiquant une position relativement labiale de son apex (usé sur cette dent). La dent ne possède aucune sorte d'hypocône, et sa forme presque rectangulaire lui est donnée par la grande taille de son protocône. Les conules sont grands, légèrement plus petits seulement que les para- et métacônes ; le paraconule est un peu plus développé que le métaconule. Ils sont reliés au protocône respectivement par une légère pré- et postprotocrista ; en revanche ils ne sont pas rattachés aux para- et métacônes. Le bassin du trigone est assez petit mais bien marqué.

La M^2 est beaucoup plus grande et moins symétrique que la M^1, son bord lingual étant infléchi postérieurement. Elle est structurellement identique à la M^1 mais les dimensions relatives de ses cuspides sont différentes. Sur la M^2, le métacône est nettement plus réduit que le paracône en volume et en hauteur ; même, le métaconule est plus petit que le paraconule. Conséquence de la réduction de ces deux cuspides, le protocône est légèrement déporté vers l'arrière. Il n'existe pas de véritable centrocrista. Les autres caractéristiques de la M^2 sont semblables à celle de la M^1.

La M^3 est une dent très réduite plus petite que M^1 et plus asymétrique que M^2. Son

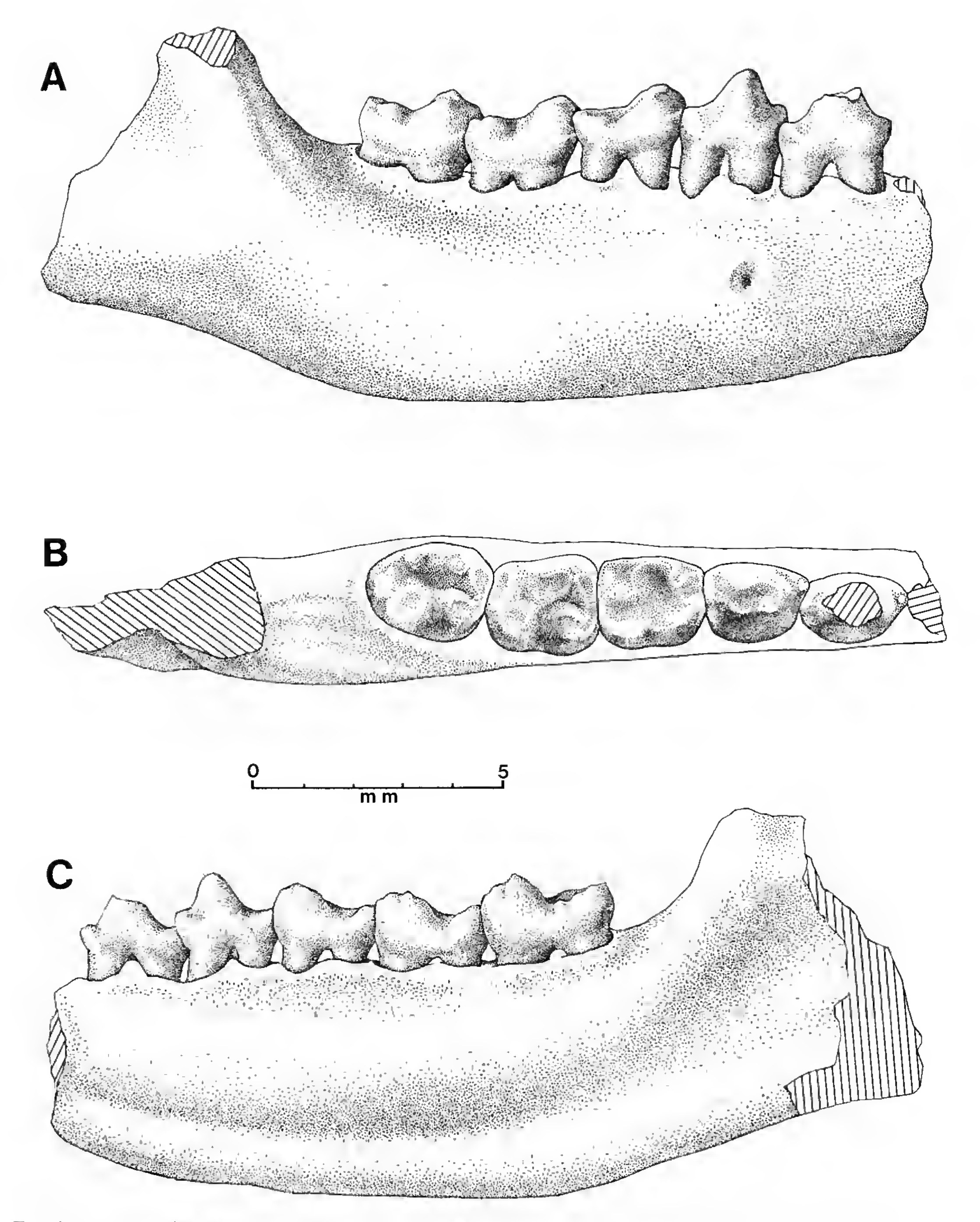


FIG. 1. — *Pucanodus gagnieri* nov. gen., nov. sp. MHNC-P 1239 (type). Hémimandibule droite avec P_3-M_3 : A, vue labiale; B, vue occlusale; C, vue linguale.

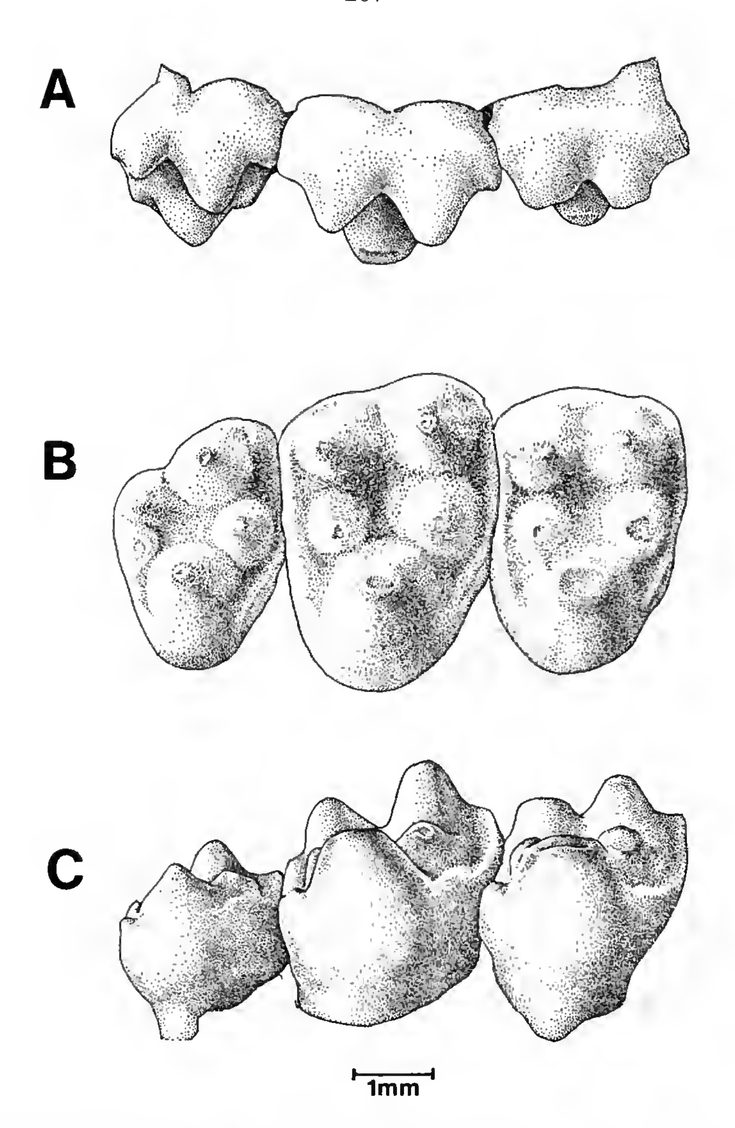


FIG. 2. — *Pucanodus gagnieri* nov. gen., nov. sp. MHNC-P 1240. Fragment maxillaire droit avec M^1-M^3 : A, vue labiale ; B, vue occlusale ; C, vue linguale.

paracône est presque aussi développé que celui de M^2 mais son métacône est plus réduit que le métaconule de M^1. Les deux cuspides ne sont pas réunies par une centrocrista. Le protocône reste la cuspide la plus grosse de la dent mais il est légèrement plus petit que celui de M^1 ; son flanc lingual est peu redressé et son apex a une position relativement labiale. Un fort antérocingulum est présent ; le postérocingulum, auquel est fusionné le métaconule, joint le métacône au protocône. Aucun métastyle n'est observable.

Le spécimen figuré par MUIZON & MARSHALL (1987*b*, fig. 1c) et attribué à *Tiuclaenus minutus* (YPFB Pal 6119) pourrait peut-être se rapporter à *Pucanodus gagnieri*. Toutefois, la dent que porte ce fragment de maxillaire, une M^2 (déterminée par la présence sur la pièce des racines de la M^3 et de la partie postérieure de l'alvéole de la M^1), ne présente pas l'asymétrie observée chez MHNC-P 1240. De plus, au vu du bord postérieur de l'alvéole de la M^1, il semble que les deux dents aient été au moins de la même taille, voire que la M^1 ait été légèrement plus grande que la M^2. Par ailleurs la M^2 de *Tiuclaenus minutus* possède une centrocrista, petite mais distincte. Pour ces trois caractéristiques, nous préférons conserver l'attribution faite en 1987 bien que la M^2 de YPBF Pal 6119 soit morphologiquement très semblable à la M^1 de MNHC-P 1240.

TABLEAU I. — Mensurations des dents jugales des Condylarthres de la Formation Santa Lucia (Paléocène inférieur), Bolivie.

	Taxon et spécimen	P3		P4		M1		M2		M3		M1-3
		L	l	L	l	L	l	L	l	L	l	L
Dents inférieures	*Pucanodus gagnieri* MHNC-P 1239 (type)	2,4	1,6	2,5	1,9	2,4	2,1	2,6	2,5	2,8	2,3	8,0
	Tiuclaenus minutus YPFB Pal 6115 (type) *	—	—	2,5	1,5	2,4	1,5	2,5	1,7	2,8	1,8	—
	Molinodus suarezi YPFB Pal 6112 (type) **	—	—	—	—	3,2	2,3	3,7	2,8	4,0	2,4	—
	Andinodus boliviensis YPFB Pal 6120 (type) *	—	—	—	—	—	—	5,0	4,3	—	—	—
	MHNC-P 1241	—	—	—	—	—	—	5,0	4,2	6,8	4,0	—
Dents supérieures	*Pucanodus gagnieri* MHNC-P 1240	—	—	—	—	2,2	3,2	2,5	3,7	2,0	2,8	6,7
	cf. *Mimatuta* MHNC-P 1242	2,2	2,3	2,1	2,8	—	—	—	—	—	—	—

* d'après Muizon et Marshall (1987b)
** d'après Muizon et Marshall (1987a)

COMPARAISONS AVEC LES FORMES CONNUES À TIUPAMPA

Pucanodus gagnieri diffère des autres Condylarthres connus à Tiupampa par sa taille qui ne correspond à aucune des trois espèces connues. Il est plus grand que *Tiuclaenus minutus*, mais nettement plus petit que *Molinodus suarezi* et à fortiori qu'*Andinodus boliviensis* la plus grande forme de la faune.

a — *Tiuclaenus minutus*

Outre sa taille, *P. gagnieri* diffère de *T. minutus* par la robustesse de ses molaires et de ses prémolaires inférieures, proportionnellement plus courtes. Contrairement à ce que l'on observe chez *T. minutus*, les P_3 et P_4 de *P. gagnieri* ne possèdent ni métaconide accolé au protoconide, ni cuspide bien développée au talonide. Sur les M_1 et M_2, les caractères qui différencient les

types des deux espèces sont : la taille du paraconide, légèrement plus faible, et l'absence de centrocrista chez *Pucanodus gagnieri*. Si ces différences sont malgré tout minimes, les M_3 des deux formes sont bien différentes par la taille du talonide beaucoup plus faible chez *P. gagnieri*, correspondant, entre autres, à un hypoconulide très petit chez cette espèce.

Deux caractères rapprochent néanmoins *P. gagnieri* de *T. minutus*. Il s'agit : 1) de la présence d'un paraconide relativement bien développé pour un Hyopsodontidae Mioclaeninae; 2) de la hauteur du trigonide par rapport au talonide. Ces caractères sont considérés ici comme plésiomorphes. Toutefois, les deux espèces présentent également en commun quatre caractères interprétés comme apomorphes. Ce sont : la position du bassin du talonide, qui n'occupe que la moitié linguale du talonide; la grande taille de l'hypoconide, presque aussi grand en volume que le métaconide (ce caractère est vraisemblablement lié au précédent); la fusion totale, ou à leur base, de l'hypoconulide et de l'entoconide et la présence d'une entocristide sur le flanc antérieur de cette cuspide. Cette structure n'est pas observable sur la M_3 de l'holotype de *T. minutus*, mais elle existe sur un spécimen, non décrit, à l'étude par les auteurs, et rapporté à cette espèce.

Les dents supérieures de *P. gagnieri* et de *T. minutus* ne peuvent se comparer que si l'on conserve le rapprochement fait par Muizon & Marshall (1987*b*) entre le spécimen YPFB Pal 6119 et l'holotype de *Tiuclaenus minutus* YPFB Pal 6115. Quoi qu'il en soit, la suggestion (non retenue) faite ici de rattacher YPFB Pal 6119 à *Pucanodus gagnieri* montre bien la grande similitude qui existe entre les M^2 des deux espèces. Les deux espèces ne différeraient alors que par la morphologie plus asymétrique et l'absence de centrocrista sur la M^2 de *P. gagnieri*, encore que ces caractères pourraient être interprétés comme résultant d'une variation individuelle.

b — *Molinodus suarezi*

Cette forme est beaucoup plus grande que *P. gagnieri*; ses molaires inférieures sont connues sur plusieurs mandibules et deux molaires supérieures (M^1 et M^2) lui sont rapportées par Muizon & Marshall (1987*a*); toutefois, Van Valen (1989) n'accepte cette association que dans le cas de la M^2 et rapporte la M^1 avec doute au genre *Mimatuta*. Comme le pense cet auteur, la M^1 attribuée par Muizon & Marshall (1987*a*) à *M. suarezi* n'appartient vraisemblablement pas à cette espèce (voir plus loin).

Les molaires inférieures de *P. gagnieri* et de *M. suarezi* présentent un paraconide assez grand, un gros hypoconide, un bassin du trigonide déjeté sur le bord labial de la dent, un hypoconulide fusionné à un petit entoconide qui développe une entocristide sur la M_3 (observable également sur M_1 et M_2 chez *M. suarezi*). Hormis sa taille, la M_2 de *Pucanodus gagnieri* est extrêmement semblable à celle de *Molinodus suarezi*; en fait, structuralement ces dents sont presque identiques et les quelques différences observables dans les largeurs relatives du talonide et du trigonide relèvent sans doute de la variation individuelle. La M_2 de *Molinodus* possède cependant un léger cingulum labial, absent chez *P. gagnieri*. Les M_3 des deux espèces diffèrent par la taille du talonide de M_3 beaucoup plus petit chez *P. gagnieri*.

Les M^2 des deux espèces sont très semblables dans leur structure mais diffèrent par la présence chez *Molinodus suarezi* d'un cingulum labial bien développé et d'une centrocrista bien marquée.

D'une façon générale les reliefs des dents inférieures et supérieures de *M. suarezi* sont plus accentués que ceux de *P. gagnieri* et, entre autres, les crêtes sont plus marquées.

c — *Andinodus boliviensis*

Andinodus boliviensis est le plus grand Condylarthre connu à Tiupampa. Bien que d'une taille proche du triple de celle de *Pucanodus gagnieri*, la structure de sa M_2 n'en diffère pas fondamentalement. On y observe les mêmes caractères notés plus haut à propos de *Molinodus* et de *Tiuclaenus*. En revanche, comme chez ces genres la M_3 d'*Andinodus* possède un talonide beaucoup plus grand que celui de *Pucanodus* (voir plus loin).

Comparaisons avec des formes nord-américaines

Parmi les Mioclaeninae nord-américains, *Promioclaenus* est sans aucun doute la forme la plus proche des Condylarthres de Tiupampa et l'une des plus primitives. Les P_3 et P_4 de *Pucanodus gagnieri* diffèrent de celles de *Promioclaenus aquilonius* par l'absence de métaconide, par la moindre individualisation de leur talonide, par leur taille plus petite proportionnellement aux molaires et par leur élévation moindre.

Les molaires inférieures de *Pucanodus gagnieri* diffèrent de celles de *P. aquilonius* par la plus grande taille de leur paraconide, les flancs labiaux du protoconide et de l'hypoconide moins redressés, l'ectoflexide plus profond et plus vaste, la cristide obliqua moins marquée, le bassin du talonide plus petit, l'hypoconide un peu plus grand proportionnellement et l'hypoconulide beaucoup plus réduit.

Toutefois les deux espèces présentent un hypoconide relativement gros et un entoconide petit, fusionné à sa base à l'hypoconulide et dont le bord antérieur porte une entocristide sur la M_3.

Les molaires supérieures des deux espèces sont semblables, exceptée la présence d'un cingulum labial marqué chez *P. aquilonius*.

Bubogonia saskia, forme dont la M_2 est très semblable à celle de *P. gagnieri*, en diffère néanmoins pas sa M_3 au talonide beaucoup plus long.

Les autres genres nords-américains, tels que *Litaletes*, *Mimatuta* ou *Ragnarok*, ont aussi des structures dentaires proches de celles de *Pucanodus*, mais leur M_3 possède un talonide plus grand et les cuspides de leurs molaires inférieures sont moins arrondies que chez *Pucanodus*.

Conclusion

Pucanodus gagnieri est un Hyopsodontidae Mioclaeninae par la morphologie du talonide de ses molaires, à fort hypoconide et à petit entoconide, fusionné à l'hypoconulide et présentant une entocristide. Ces caractères existent chez tous les Mioclaeninae et la fusion de l'entoconide et de l'hypoconulide ainsi que la présence d'une entocristide semblent constituer une synapomorphie de la sous-famille. *Pucanodus gagnieri* est plus spécialisé que les autres Mioclaeninae de Tiupampa par la grande réduction de son talonide et par la robustesse de ses molaires inférieures.

En revanche, *Pucanodus gagnieri* est moins spécialisé que *Promioclaenus aquilonius*, par la structure de ses molaires inférieures, plus bunodontes, à paraconide plus développé, à bassin

du talonide plus petit, par les flancs labiaux plus inclinés de son protoconide et de son hypoconide et par sa cristide obliqua adossée au métaconide et non au protoconide.

Famille Hyopsodontidae Trouessart, 1879 ou Didolodontidae Scott, 1913

Andinodus boliviensis Muizon & Marshall, 1987*b* (Fig. 3, pl. III)

Ce taxon fut défini à partir d'un fragment de mandibule possédant une M_2 complète (YPFB Pal 6120, Holotype) figurée par Muizon & Marshall (1987*b*, fig. d-e : 948) et par Marshall & Muizon (1988, fig. 17). La découverte d'un nouveau spécimen plus complet, permet de clarifier la position systématique de cette espèce.

Description

La pièce (MHNC-P 1241) est un fragment d'hémimandibule droite qui présente une portion du talonide de la M_1, la M_2 dont il ne manque qu'un fragment du bord labial du protoconide et la M_3 complète. La branche horizontale du dentaire est haute (10 mm) et épaisse (6,4 mm) sous le milieu de la M_2. Le bord antérieur de la branche verticale se situe latéralement au trigonide de la M_3. Les dents présentent une usure relativement importante mais qui n'empêche pas l'observation de leurs principales caractéristiques structurales. Elles ne possèdent pas de cingulide, ni antérieur, ni postérieur. Sur M_2 et M_3, le trigonide est plus large et plus élevé que le talonide. Le protoconide est la cuspide la plus grosse du trigonide et sa taille est proche de l'ensemble paraconide + métaconide. Un petit paraconide est situé devant le métaconide et fusionné à ce dernier par sa base. Le bassin du trigonide est réduit à un simple sulcus séparant paraconide et protoconide, sur M_2, et les trois cuspides du trigonide, sur M_3. Sur les dents non usées, il est clair que ce bassin était peu profond et étroit. Le bassin du talonide est très réduit sur M_2 et M_3 et repoussé sur le bord antéro-lingual du talonide ; sa surface est inférieure à la moitié de celle du talonide sur les deux dents du spécimen dans leur état d'usure.

Sur la M_2 l'hypoconide est une cuspide presque aussi grande, en vue occlusale, que le protoconide et plus de deux fois plus que l'entoconide. L'hypoconide est relié au bord postéro-labial du métaconide par une cristide obliqua très basse et présentant une morphologie plus proche du bourrelet que de la crête. L'hypoconulide est à peine plus grand que l'entoconide. Aucune entocristide n'est observable.

La M_3 présente une morphologie du trigonide semblable à celle de la M_2 ; en revanche, elle en diffère par la morphologie très allongée de son talonide. Ce dernier, nettement plus étroit que le trigonide, doit sa longueur essentiellement à la taille et à la position de son hypoconulide. Cette cuspide est sensiblement plus grande que l'hypoconide, lequel est situé entre le bord postérieur du protoconide et le bord antérolabial de l'hypoconulide. Comme sur

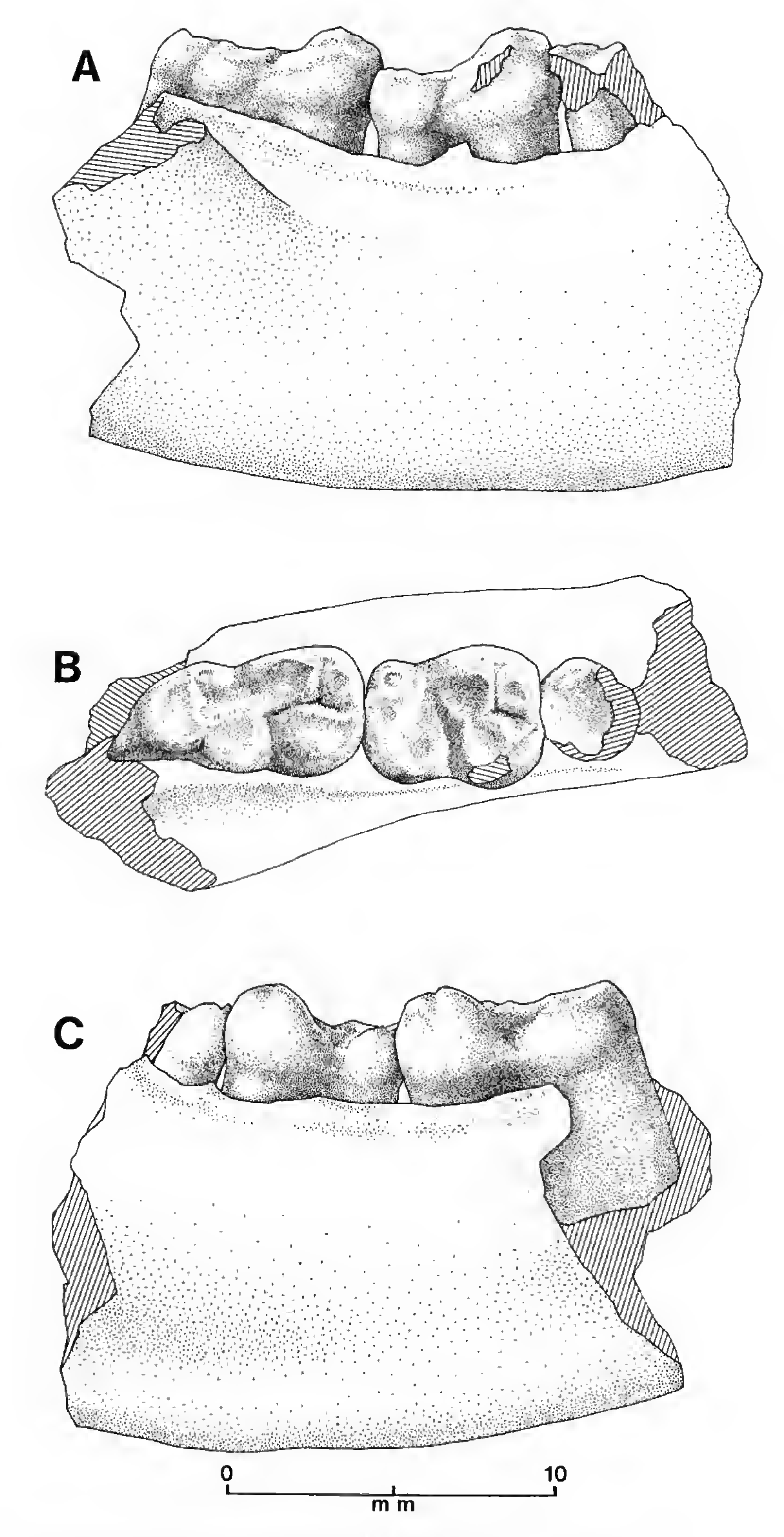


FIG. 3. — *Andinodus boliviensis* Muizon & Marshall, 1987*b*. MHNC-P 1241. Fragment d'une hémimandibule droite avec une partie du talonide de la M_1, la M_2 et la M_3 : A, vue labiale ; B, vue occlusale ; C, vue linguale.

la M_2, l'usure de la dent montre que l'entoconide était plus séparé de l'hypoconulide que ne l'était l'hypoconide. Le bassin du talonide est très petit; il est déjeté et ouvert lingualement.

La M_3 ne présente pas non plus d'entocristide. L'hypoconide est relié au bord postérolabial du métaconide par une cristide obliqua très basse. Hormis l'hypoconulide, énorme, les cuspides de M_2 et M_3 ont une taille voisine en vue occlusale.

Comparaisons

Andinodus boliviensis, le plus grand Condylarthre découvert à Tiupampa, diffère sur ce point des trois autres formes connues sur le site.

Lors de sa première description, la M_2 du type fut comparée principalement aux genres *Ernestokokenia* et *Tetraclaenodon* respectivement placés pami les Didolodontidae et les Phenacodontidae. Toutefois la morphologie de la M_3 d'*A. boliviensis* permet de réviser ce rapprochement.

Andinodus boliviensis diffère d'*Ernestokokenia* et de *Tetraclaenodon* par la morphologie plus gracile de ses molaires inférieures qui sont proportionnellement plus longues et plus étroites. Chez *Andinodus* le talonide de la M_2 est toujours plus étroit que le trigonide tandis qu'ils sont sensiblement de même largeur chez *Tetraclaenodon* et *Ernestokokenia*; parfois, même, le talonide est nettement plus large que le trigonide sur les M_1 de ces deux formes. La différence de hauteur observée entre le talonide et le trigonide chez *Andinodus* est très réduite voire absente chez *Tetraclaenodon* et *Ernestokokenia*; de même, le paraconide de ces formes est plus petit que celui d'*Andinodus*; il est parfois absent chez *Ernestokokenia*. L'état de ces caractères chez *Andinodus* est plésiomorphe devant la condition observée chez les deux autres formes.

La M_3 d'*Andinodus* diffère de celle de *Tetraclaenodon* et d'*Ernestokokenia* par la longueur et l'étroitesse de son talonide. Toutefois si la différence avec *Tetraclaenodon* est importante, la M_3 d'*Ernestokokenia* est, bien que plus spécialisée sur ce point, assez proche de celle d'*Andinodus*. Nous avons vu plus haut que la grande taille du talonide d'*Andinodus boliviensis* était due essentiellement aux proportions de l'hypoconulide qui, plus grand que l'hypoconide, n'est que légèrement moins volumineux que le protoconide. En fait, si l'on considère des spécimens d'*Ernestokokenia protocenica* du Paléocène moyen d'Itaborai (Brésil) (MNRJ 1431V, 1432V et 1434V), il apparaît clair que, hormis la taille de l'hypoconulide, plus petit, ces dents diffèrent peu de la M_3 d'*Andinodus boliviensis*. Cette observation confirme l'idée émise par Muizon & Marshall (1987*b*) selon laquelle *Andinodus boliviensis* constitue un assez bon morphotype ancestral pour *Ernestokokenia*.

Toutefois, la morphologie du talonide de la M_3 d'*Andinodus boliviensis* est également très semblable, structuralement à ce que l'on observe chez des Mioclaeninae tels que *Molinodus suarezi* (en particulier les M_3 de YPFB Pal 6112 et 6113). Les deux formes présentent le même allongement du trigonide, le même développement de l'hypoconide et de l'hypoconulide et le même très petit bassin du talonide formant une sorte de sillon oblique s'ouvrant sur le bord antérolingual du talonide. Toutefois, l'entoconide et l'hypoconulide d'*A. boliviensis* ne présentent pas la tendance à la fusion observée chez *Molinodus*, *Tiuclaenus* et *Pucanodus*, ce qui fait ressembler cette espèce aux diverses formes d'*Ernestokokenia* et à *Miguelsoria*.

La découverte d'un nouveau spécimen d'*A. boliviensis* portant une M_3 permet donc de

réfuter la possible parenté avec les Phenacodontidae proposée par MUIZON & MARSHALL (1987*b*). En revanche, elle fait apparaître de grandes ressemblances avec les Hyopsodontidae, en particulier avec une forme telle que *Molinodus*. Par ailleurs, les similitudes avec *Ernestokokenia*, observées par MUIZON & MARSHALL (1987*b*) sur la M_2 se retrouvent sur la M_3 et rien ne permet de nier tout lien étroit de parenté entre *Andinodus boliviensis* et ce genre connu au Brésil et en Argentine.

La famille des Didolodontidae dans laquelle sont rangés, peut-être de façon abusive, tous les Condylarthres sud-américains (à l'exception des Mioclaeninae de Tiupampa), a été souvent regardée comme proche des Hyopsodontidae; par exemple, dans sa description originale, *Asmithwoodwardia scotti* fut rangé par son auteur (PAULA COUTO, 1952) parmi les Hyopsodontidae et CIFELLI (1984 : 38-39) admet une origine des Didolodontidae au sein des Hyopsodontidae Mioclaeninae. La position d'*Andinodus boliviensis*, laissée dans l'incertitude entre les Hyopsodontidae et les Didolodontidae, confirme donc pleinement l'assertion de CIFELLI.

Famille PERIPTYCHIDAE Cope, 1882
cf. *Mimatuta*

Le quatrième spécimen décrit dans ce travail (MHNC-P 1242) est un fragment de maxillaire portant P^3 et P^4 gauches. Ces dents non associées à des molaires sont difficiles à déterminer au niveau spécifique mais se rapprochent du genre *Mimatuta* indiquant probablement la présence de Periptychidae à Tiupampa. Comme nous l'avons mentionné plus haut, VAN VALEN (1988) rapporte à cf. *Mimatuta* une molaire supérieure isolée rattachée par MUIZON & MARSHALL (1987*b*) à *Molinodus suarezi*; nous verrons plus loin que cette hypothèse n'a pas été retenue dans ce travail et MHNC-P 1242 constitue donc le seul Periptychidae qu'il soit possible de reconnaître dans la faune de Tiupampa.

La portion de maxillaire conservée sur MHNC-P 1242 présente l'ouverture antérieure du canal infraorbitaire, lequel s'ouvre au-dessus du milieu de la P^3. Les deux dents conservées sur la pièce possèdent une forme triangulaire, la P^4 étant plus large que la P^3.

La P^3 possède un grand protocône labial flanqué d'un parastyle antérieur pointu et d'un métastyle en position légèrement labiale par rapport à l'apex du paracône. Paracône et métastyle sont reliés par une postparacrista concave labialement. Le protocône est situé en position antérolinguale par rapport au paracône et est relié au parastyle par une préprotocrista.

La P^4 est une dent plus courte et plus large que la P^3. Elle possède un paracône sensiblement plus épais que celui de la P^3. Le parastyle est légèrement plus petit que celui de la P^3 et nettement déjeté labialement. Une forte postparacrista, concave labialement, joint l'apex du paracône au métastyle grand et déjeté labialement à un degré bien supérieur à ce que l'on observe sur P^3. L'apex du paracône est plus lingual que sur P^3, ce qui a pour conséquence de rendre sa paroi labiale plus inclinée.

Le protocône est plus gros et plus massif que celui de P^3 et de légères pré- et postprotocristae le relient respectivement au parastyle et au métastyle. Le flanc lingual du protocône est assez incliné, et ce à un degré supérieur à ce que l'on observe sur la P^3.

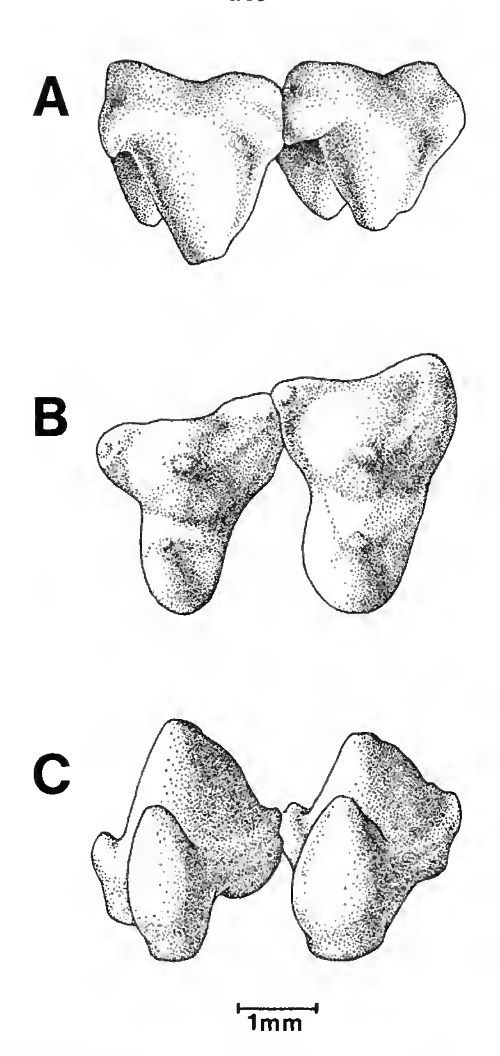


FIG. 4. — Cf. *Mimatuta*. MHNC-P 1242. Fragment de maxillaire gauche avec P^3 et P^4 : A, vue labiale ; B, vue occlusale ; C, vue linguale.

COMPARAISONS ET DISCUSSION

La caractéristique principale des dents de ce spécimen réside dans la position labiale du métastyle par rapport au métacône et la forte concavité labiale de la postparacrista. Ce caractère se retrouve chez plusieurs Periptychidae comme *Mimatuta* et *Maiorana*. En outre, chez ces deux formes on constate que la préparacrista est, soit très réduite (*Maiorana*), soit absente (*Mimatuta*).

Le protocône des prémolaires de MHNC-P 1242 présente comme chez *Maiorana* et *Mimatuta* un flanc labial relativement incliné. Ce caractère, en général plus marqué sur les

molaires que sur les prémolaires, est considéré (CIFELLI, 1984; VAN VALEN, 1988) comme diagnostique de la famille des Periptychidae.

VAN VALEN (1988) a rapporté au genre cf. *Mimatuta* une molaire supérieure décrite par MUIZON & MARSHALL (1987*a*) comme une M[1] de *Molinodus suarezi*. Toutefois, cette dent possède un métastyle immédiatement postérieur au métacône et une postmétacrista rectiligne et orientée antéropostérieurement. Or, *Mimatuta* comme de nombreux autres Periptychidae possède un métastyle labial par rapport au métacône et une postmétacrista fortement courbée antérieurement. Ces deux caractéristiques, absentes sur la M[1] de Tiupampa, semblent exclure ce spécimen d'un lien étroit avec *Mimatuta*, bien que le flanc lingual relativement incliné de son protocône tende à le ranger parmi les Periptychidae. Par ailleurs, il est vrai que ce dernier caractère cette dent de *Molinodus suarezi*.

CONCLUSIONS

Les Condylarthres de Tiupampa présentent une remarquable diversité tant par la taille que par le nombre de taxons. Cinq taxons sont reconnus avec certitude : *Tiuclaenus minutus*, *Pucanodus gagnieri* nov. gen., nov. sp., *Molinodus suarezi*, *Andinodus boliviensis* et cf. *Mimatuta*.

Les trois premiers sont des Hyopsodontidae Mioclaeninae, *A. boliviensis* est un Hyopsodontidae ou un Didolodontidae et le dernier est un Periptychidae.

L'attribution de *Tiuclaenus* et de *Molinodus* aux Mioclaeninae a été proposée par MUIZON & MARSHALL (1987*a* et *b*) et entérinée par MARSHALL & MUIZON (1988) et VAN VALEN (1988). *Andinodus* fut initialement rapporté aux Didolodontidae ou Phenacodontidae (MUIZON & MARSHALL 1987*b*); en fait, la morphologie de la M_3 du spécimen décrit dans ce travail dément une affinité avec les Phenacodontidae et plaide en faveur d'un classement parmi les Hyopsodontidae. Toutefois aucun caractère ne permet d'exclure un lien de parenté étroite entre *Andinodus* et des Didolodontidae tels qu'*Ernestokokenia* ou *Miguelsoria*; *A. boliviensis* est en conséquence rattaché ici aux Hyopsodontidae ou aux Didolodontidae. La non-fusion de l'entoconide à l'hypoconulide contraint à l'exclure des Mioclaeninae qui sont, entre autres, définis par ce caractère.

Un spécimen portant deux prémolaires supérieures peut être rapproché du Periptychidae *Mimatuta*, tandis que la M[1] de Tiupampa rattachée par VAN VALEN (1988) à ce genre n'est morphologiquement pas conforme à ce que l'on observe chez les représentants nord-américains de *Mimutata* et cette interprétation n'est donc pas retenue ici.

Les cinq taxons de Condylarthres connus à Tiupampa se distribuent en trois groupes de tailles distinctes : des formes petites (*Tiuclaenus*, *Pucanodus* et cf. *Mimatuta*); une forme moyenne (*Molinodus*) et une grande forme (*Andinodus*).

D'autres spécimens de Condylarthres provenant de Tiupampa doivent encore être décrits, en particulier plusieurs portions de mandibules et dents supérieures qui sont à l'étude par les auteurs. On note, entre autres, l'existence de deux spécimens structuralement semblables à *Tiuclaenus minutus*, mais environ 15% plus grands, et la M[1] rapportée par VAN VALEN à

Mimatuta, qui ne se rapporte pas à ce genre, comme nous l'avons montré plus haut, mais qui ne semble pas non plus appartenir à *Molinodus suarezi*.

Les Condylarthres Hyopsodontidae ne sont connus de façon certaine en Amérique du Sud qu'à Tiupampa, au Paléocène inférieur. Les Condylarthres plus récents sont tous rapportés aux Didolodontidae (MARSHALL & MUIZON, 1988), bien que l'homogénéité systématique de ce taxon ne soit pas clairement définie. La présence à Tiupampa de trois Hyopsodontidae Mioclaeninae (définis entre autres par la fusion totale ou partielle de l'entoconide et de l'hypoconulide) associés à une forme pouvant appartenir soit aux Hyopsodontidae, soit aux Didolodontidae (plus probablement à ce dernier groupe) semble confirmer que l'origine des Condylarthres sud-américains doit être recherchée parmi les Hyopsodontidae; cette hypothèse est d'autant plus plausible que les Condylarthres de Tiupampa sont les plus anciens connus à ce jour en Amérique du Sud. Par ailleurs, comme déjà dit, la morphologie des molaires inférieures d'*Andinodus boliviensis* dénote des affinités soit avec les Hyopsodontidae, soit avec les Didolodontidae ce qui pourrait s'expliquer si l'on considère la famille des Didolodontidae comme une sous-famille des Hyopsodontidae au même titre que les Mioclaeninae; ce point de vue devrait cependant être confirmé par une étude de détail des deux familles.

Les Hyopsodontidae sont abondants dès le Paléocène inférieur en Amérique du Nord et sont très diversifiés dans les faunes paléocènes et éocènes de ce sous-continent. La présence à Tiupampa de formes taxonomiquement voisines, bien que moins spécialisées que celles du Paléocène inférieur d'Amérique du Nord est un argument en faveur d'un âge plus ancien, peut-être Paléocène basal (Danien). Cet âge, comme celui proposé par GAYET *et al.* (1991), s'oppose à l'interprétation de VAN VALEN (1988) qui suggère un âge Paléocène moyen.

Les affinités existant entre les Condylarthres de Tiupampa et ceux d'Amérique du Nord, confirment, s'il était besoin, qu'un contact faunique a bien existé entre les deux Amériques à une période proche de la limite Crétacé-Tertiaire. L'étroitesse des relations phylétiques entre ces deux ensembles semble également indiquer une séparation récente et s'accorde donc avec l'hypothèse d'un échange faunique au Maastrichtien (BONAPARTE, 1984; RAGE, 1978, 1981). Le problème qui se pose maintenant est de savoir dans quel sens s'est effectuée cette migration, c'est-à-dire quelle est l'origine géographique des Condylarthres, voire de toute la faune, de Tiupampa.

MARSHALL & MUIZON (1988) ont attribué la faune de Tiupampa au Maastrichtien. Ils ont noté qu'elle contenait sept familles en commun avec les faunes du même âge ou légèrement plus jeunes, connues en Amérique du Nord. Par ailleurs, la structure dentaire de plusieurs formes de Tiupampa (Pantodontes, Condylarthres, Didelphidae) est plus généralisée que celle de leurs plus proches parents connus en Amérique du Nord au Paléocène. Dans le cas des Condylarthres, le fait que *Tiuclaenus* et *Molinodus* soient plus primitifs que *Promioclaenus* et *Bomburia* du « Puercan » d'Amérique du Nord semblerait indiquer un âge un peu plus ancien pour les Condylarthres de Tiupampa et donc que la migration a pu se faire du Sud vers le Nord au Crétacé terminal. La conjonction d'un âge plus ancien et d'une morphologie moins spécialisée avait donc conduit MARSHALL et MUIZON (1988) à envisager une origine sud-américaine pour les groupes connus à Tiupampa; ceux-ci auraient migré en Amérique du Nord à une période proche de la limite Crétacé-Tertiaire (possiblement au Maastrichtien).

Cependant, des données récentes concernant l'âge et la composition taxonomique des faunes de Mammifères du Crétacé supérieur et du Paléocène d'Amérique du Sud nous contraignent à reconsidérer cette hypothèse. Tout d'abord, des travaux récents sur les

formations tardicrétacées de Bolivie ont montré que l'âge de Tiupampa était plutôt Paléocène inférieur que Maastrichtien (GAYET *et al.*, sous presse; JAILLARD, comm. pers.). Cet âge, plus récent que celui supposé initialement, affaiblit l'un des fondements de l'hypothèse émise par MARSHALL & MUIZON (1988). Par ailleurs, plus significatifs sont les progrès réalisés dans la connaissance des faunes de Mammifères du Crétacé supérieur d'Amérique du Sud depuis quelques années. En 1983, fut découverte une riche faune de Mammifères dans la Formation Los Alamitos à Cerro Cuadrado, Arroyo Verde, Province de Río Negro, Argentine. Son âge est Campanien (sl) et une synthèse vient d'en être réalisée par BONAPARTE (1990). Les groupes qui la composent sont des Triconodontes, des Multituberculés, des Symmétrodontes, des Eupantothères (Dryolestoides), et des Gondwanatheria. Depuis la découverte du site, aucun indice de Placentaire ou de Marsupial n'y a été reconnu malgré la richesse de la faune en individus et en taxons. Par ailleurs, GOIN *et al.* (1986) ont mentionné un fragment de mandibule édentée (d'âge Crétacé supérieur) pouvant appartenir à un Marsupial; toutefois, la pièce est trop incomplète pour permettre une détermination autre que Mammalia *incertae sedis*. Enfin, la faune de Mammifères signalée par SIGÉ (1972) à Laguna Umayo (Pérou) contient des Marsupiaux indubitables (*Peradectes austrinum*, Didelphidae indét. et Pediomiidae indét.) et un Placentaire (*Perutherium altiplanense*). Cette faune provient de la Formation Vilquechico dont l'âge fut déterminé comme Maastrichtien (KEROURIO & SIGÉ, 1984). Cette interprétation fut contestée par VAN VALEN (1988), mais des études récentes ont confirmé que les couches de Laguna Umayo devaient se situer dans la partie la plus supérieure du Maastrichtien (JAILLARD *et al.*, sous presse).

En vertu de ces données on peut donc, dans une première approximation, supposer l'absence de Marsupiaux et de Placentaires dans les terrains pré-maastrichtiens d'Amérique du Sud. Or, ces groupes sont abondants dans le Crétacé supérieur d'Amérique du Nord et ce, avant le Maastrichtien. Ceci plaiderait en faveur d'une origine laurasiatique des Marsupiaux et Placentaires qui auraient migré vers le Sud à une époque pré-Laguna Umayo, soit au Campanien supérieur soit au Maastrichtien inférieur. Si l'on admet un tel scénario il faut aussi admettre que les ancêtres des Mammifères de Tiupampa existaient déjà au Maastrichtien.

En conclusion, aucune des deux interprétations n'est pleinement satisfaisante. La critique principale que l'on puisse faire à la première (MARSHALL & MUIZON, 1988) est l'absence des « ancêtres » des Mammifères de Tiupampa dans les niveaux pré-maastrichtiens supérieurs d'Amérique du Sud ; en effet, rien ne laisse présager une importante population de Placentaires ou de Marsupiaux en Amérique du Sud avant le Maastrichtien supérieur alors qu'ils sont abondants à cette époque en Amérique du Nord. De même, l'hypothèse d'une migration Nord-Sud (BONAPARTE & PASCUAL, 1987; BONAPARTE, 1990) repose sur l'absence de Marsupiaux et de Placentaires dans les niveaux pré-maastrichtiens supérieurs d'Amérique du Sud; or, cette supposition n'est fondée que sur l'absence de ces formes dans le seul gisement connu de Mammifères du Crétacé supérieur pré-maastrichtien ce qui, de toute évidence, est peu pour être véritablement significatif.

Il apparaît donc souhaitable d'attendre une meilleure documentation des faunes mammaliennes du Crétacé supérieur d'Amérique du Sud pour trancher ce problème, bien que, compte tenu des nouvelles données mentionnées plus haut, il soit probable que la seconde hypothèse se vérifie dans l'avenir.

Remerciements

Cette étude a été rendue possible grâce à trois subventions (2467-82, 2908-84, 3381-86) de la National Geographic Society, des crédits de l'Action Spécifique « Paléontologie-Andes (N° 1337) » du Muséum national d'Histoire naturelle de 1984 à 1989, une subvention du « Gordon Barbour fund », Department of Geological and Geophysical Sciences, Princeton University, et deux subventions (EAR 8804423, INT-8814059) de la National Science Foundation. Les travaux de terrain en 1987 et 1989 furent réalisés sous les auspices de l' « Asociación Boliviana de Paleontologia » et la « Fundación para la Ciencias » à Cochabamba. Les quatre spécimens décrits dans cette étude appartiennent au Museo de Historia Natural de Cochabamba (MHNC). Sont remerciés, R. SUAREZ et R. CESPEDES pour l'aide logistique qu'ils nous ont apportée, J. DEJAX, P.-Y. GAGNIER et M. GAYET pour avoir participé aux missions de terrain, ainsi que J. SUDRE et R. PASCUAL pour avoir accepté de relire notre manuscrit et pour les précieux commentaires qu'ils nous ont faits. Les dessins sont de E. LIEBMAN et les photos de D. SERRETTE.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BONAPARTE, J. F., 1984. — Late Cretaceous faunal interchange of terrestrial vertebrates between the Americas. W.-E. REIF & F. WESTPHAL, edit. : Third Symposium on terrestrial Ecosystems. Attempo, Verlag, Tübingen, 1924.

— 1990. — New Late Cretaceous mammals from the Los Alamitos Formation, Northern Patagonia. *Nat. geogr. Res.*, **6** (1) : 63-93.

BONAPARTE, J., & R. PASCUAL, 1987. — Los mamíferos (Eotheria, Allotheria y Theria) de la formación Los Alamitos (Campaniano de Patagonia, Argentina). *Mem. IV Congr. Latinoamer. Paleont.*, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, **1** : 361-378.

CIFELLI, R. L., 1983. — The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Litopterna (Mammalia). *Amer. Mus. Novit.*, 2772 : 1-49.

GAYET, M., L. G. MARSHALL & T. SEMPÉRÉ, sous presse. — The Mesozoic and Paleocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context : a review. *Tev. tecn. de Yacimientos Petroliferos y Fiscales de Bolivia.*

GOIN, F. J., A. A. CARLINI & R. PASCUAL, 1986. — Un probable marsupial del Cretácico Tardio del Norte de la Patagonia, Argentina. *Actas IV Congr. argent. Paleontol. Bioestratigr.*, (Mendoza), **2** : 43-47.

JAILLARD, E., H. CAPPETTA, P. ELLENBERGER, M. FEIST, N. GRAMBAST-FESSARD, J.-P. LEFRANC & B. SIGÉ, sous presse. — The Late Cretaceous Vilquechico Formation of southern Peru, Sedimentology, Biostratigraphy and Correlations. *Newsl. Stratigr.*

KEROURIO, P., & B. SIGÉ, 1984. — L'apport des coquilles d'œufs de dinosaures de Laguna Umayo à l'âge de la Formation Vilquechico (Pérou) et à la compréhension de *Perutherium altiplanense*. *Newsl. Stratigr.*, **13** (3) : 133-142.

MARSHALL, L. G., 1989. — The K-T boundary in South America : on which side is Tiupampa? *Nat. geogr. Res.*, **5** (3) : 268-270.

MARSHALL, L. G., C. DE MUIZON & B. SIGÉ, 1983. — Late Cretaceous mammals (Marsupialia) from Bolivia. *Géobios*, **16** : 739-745.

MARSHALL, L. G., & C. DE MUIZON, 1988. — The dawn of the age of mammals in South America. *Nat. geogr. Res.*, **4** (1) : 23-55.

MUIZON, C. DE, L. G. MARSHALL & B. SIGÉ, 1984. — The mammal fauna from the El Molino Formation (Late Cretaceous-Maastrichtian) at Tiupampa, South-central Bolivia. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4[e] sér., **6**, sect. C, (4) : 327-351.

MUIZON, C. DE, & L. G. MARSHALL, 1987*a*. — Le plus ancien Condylarthra (Mammalia) sud-américain (Crétacé supérieur), Bolivie. *C. r. Acad. Sci.*, Paris, sér. II, **304** : 771-774.

MUIZON, C. DE, & L. G. MARSHALL, 1987*b*. — Deux nouveaux Condylarthres (Mammalia) du Maastrichtien de Tiupampa (Bolivie). *C. r. Acad. Sci.*, Paris, sér. II, **304** : 947-950.

MUIZON, C. DE, & L. G. MARSHALL, sous presse. — *Alcidedorbignya inopinata* (Mammalia, Pantodonta) from the Early Paleocene of Bolivia : phylogenetic and paleobiogeographic implications. *J. Paleont.* (sous presse).

MUIZON, C. DE, M. GAYET, A. LAVENU, L. G. MARSHALL, B. SIGÉ & C. VILLARROEL, 1983. — Late Cretaceous vertebrates including mammals from Tiupampa, South-central Bolivia. *Géobios*, **16** : 747-753.

ORTIZ JAUREGUIZAR, E., & R. PASCUAL, 1989. — South American land-mammal faunas during the Cretaceous-Tertiary transition : evolutionary biogeography. *Contrib. Simp. Cretácico America Latina*, Parte A : Eventos y registro sedimentario (Buenos Aires, 6-9 junio 1989) : 231-252.

PASCUAL, R., & E. ORTIZ JAUREGUIZAR, 1990. — Evolving climates and mammal faunas in the cenozoic South America. *J. Hum. Evol.*, **19** : 23-60.

PASCUAL, R., & E. ORTIZ JAUREGUIZAR, sous presse. — Evolutionary pattern of land mammal faunas during the Late Cretaceous and Paleocene in South America. Its comparison with the North American pattern. *Acta zool. Fenn.*

PAULA COUTO, C. DE, 1952. — Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brasil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata and Astrapotheria. *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, **99** : 355-394.

RAGE, J. C., 1978. — Une connexion continentale entre Amérique du Nord et Amérique du Sud au Crétacé supérieur? L'exemple des vertébrés continentaux. *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, Paris, **6** : 281-285.

— 1981. — Les continents péri-atlantiques au Crétacé supérieur : migrations des faunes continentales et problèmes paléobiogéographiques. *Cretaceous Res.*, **2** : 65-84.

— 1986. — South American-North American terrestrial interchanges in the late Cretaceous : short comments on Brett-Surman and Paul (1985), with additional data. *J. Vert. Paleont.*, **6** : 382-383.

SIGÉ, B, 1972. — La faunule de mammifères du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes Péruviennes). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, 3[e] sér., n° 99, Sci. Terre 19 : 375-409.

VAN VALEN, L., 1988. — Paleocene dinosaurs or Cretaceous Ungulates in South America? *Evol. Monographs*, **10** : 1-79.

PLANCHE I

Pucanodus gagnieri nov. gen., nov. sp. MHNC-P 1239 (type). Hémimandibule droite avec P_3-M_3 : A, vue labiale; B, vue occlusale; C, vue linguale.

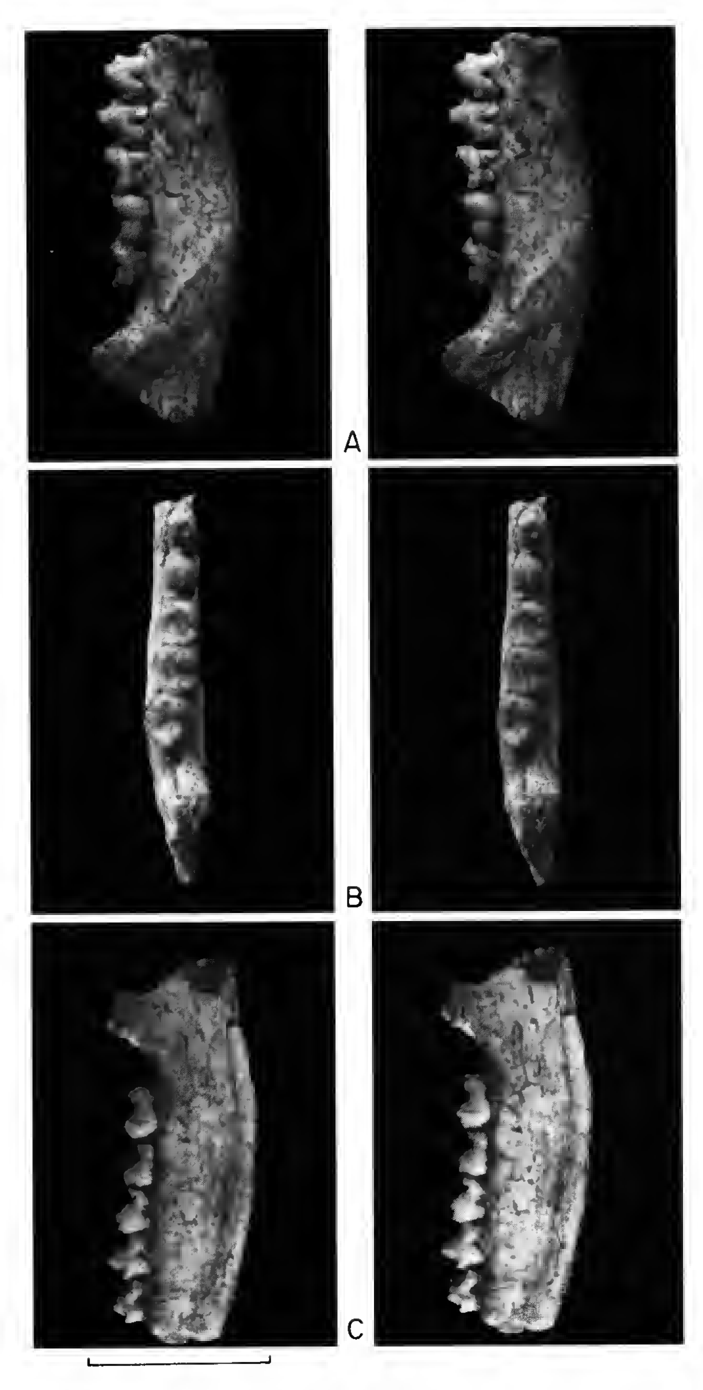


PLANCHE I

PLANCHE II

Pucanodus gagnieri nov. gen., nov. sp. MHNC-P 1240. Fragment de maxillaire droit avec M^1-M^3 : A, vue labiale; B, vue occlusale; C, vue linguale.

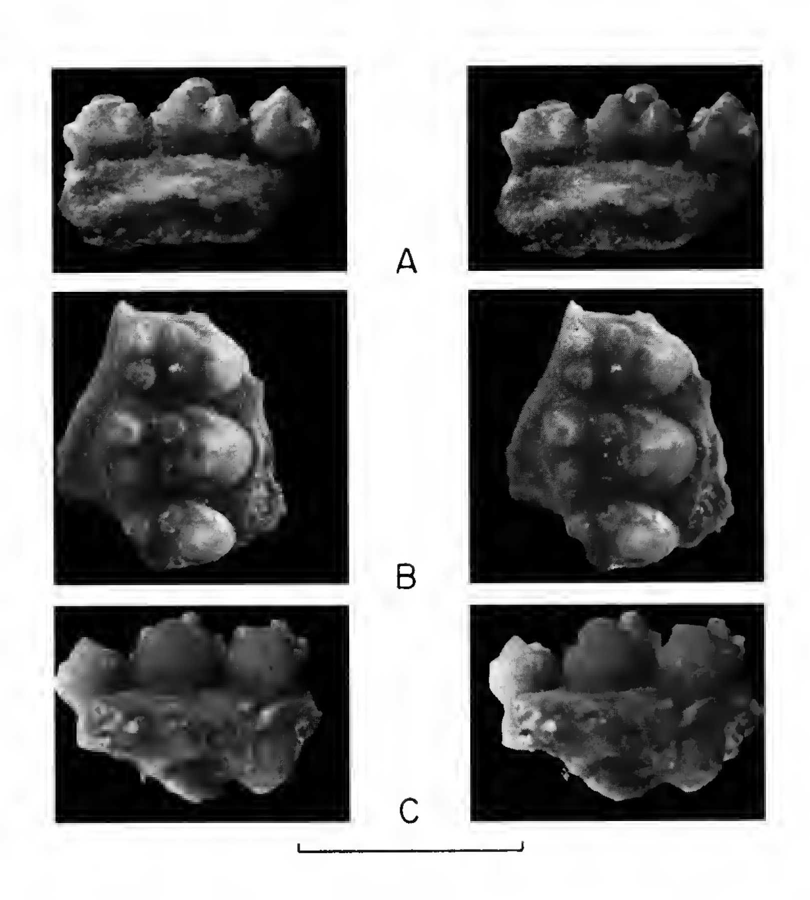


PLANCHE II

Planche III

Andinodus boliviensis Muizon & Marshall, 1987*b*. MHNC-P 1241. Fragment d'hémimandibule droite avec une partie du talonide de la M_1, la M_2 et la M_3 : A, vue labiale,; B, vue occlusale; C, vue linguale.

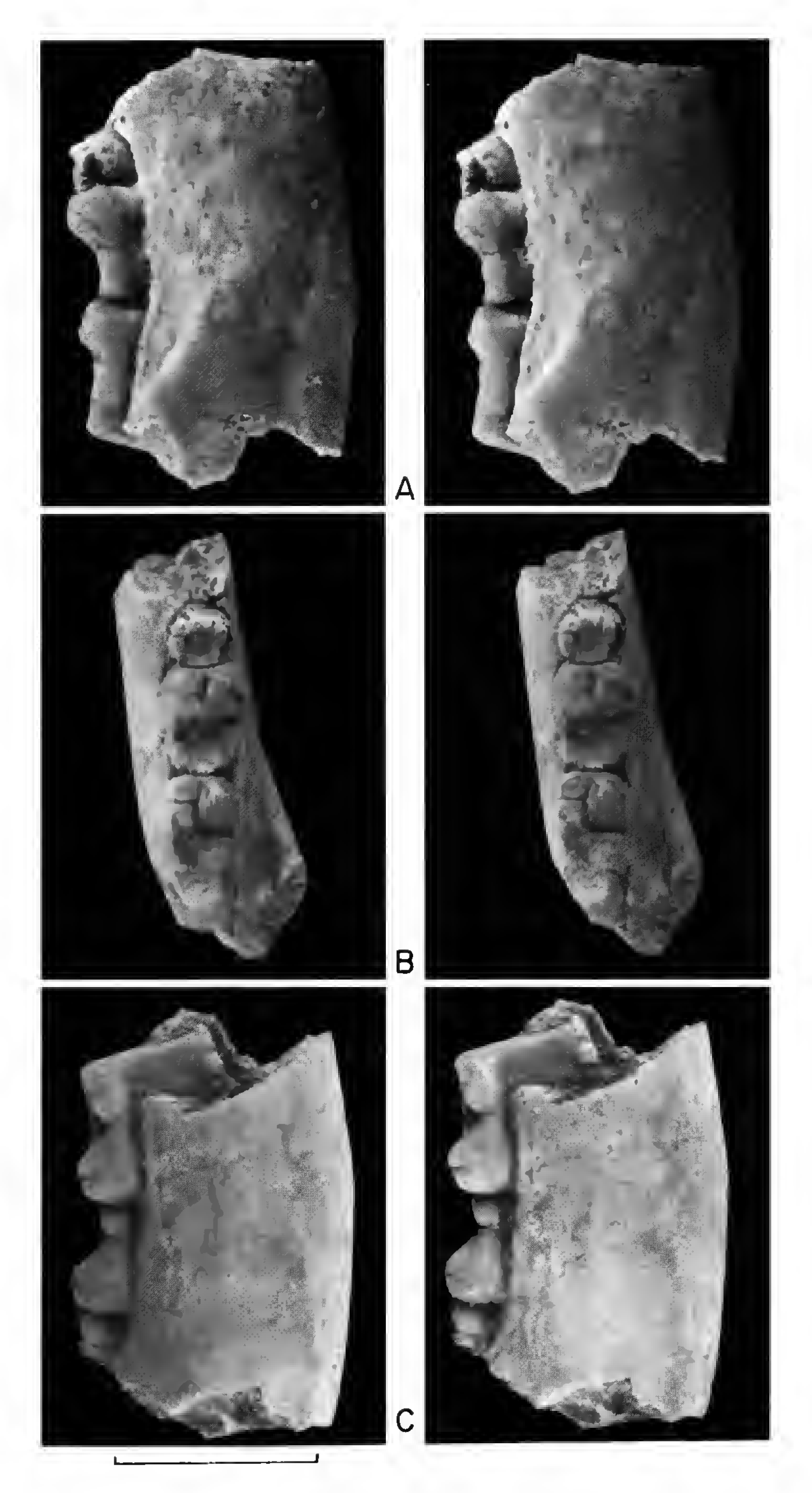


PLANCHE III

PLANCHE IV

Cf. *Mimatuta*. MHNC-P 1242. Fragment de maxillaire gauche avec P^3 et P^4 : A, vue labiale ; B, vue occlusale ; C, vue linguale.

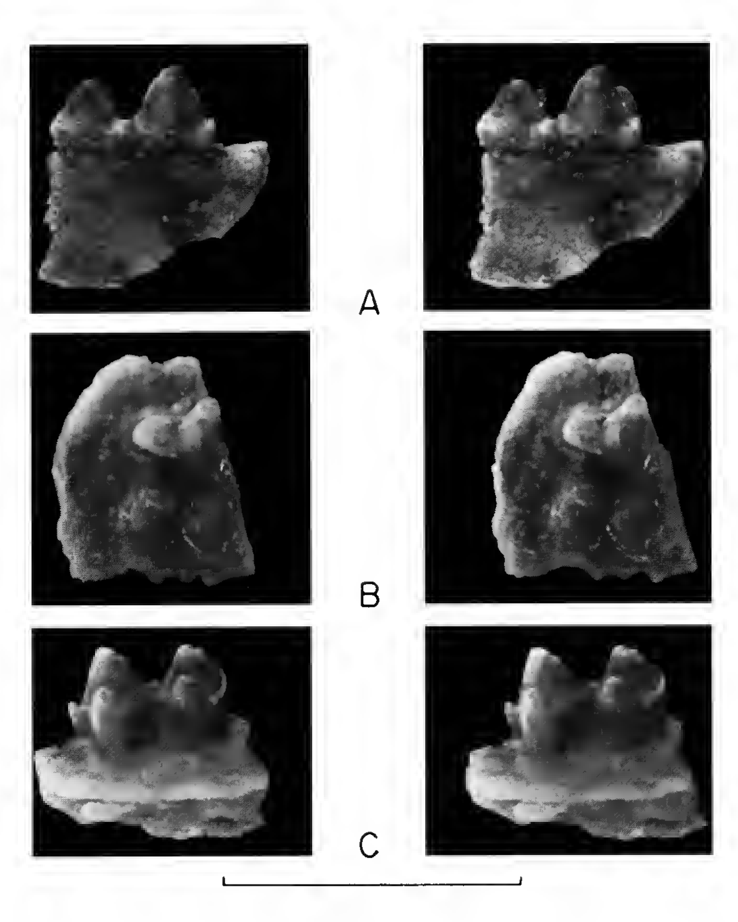


PLANCHE IV

Le comité de rédaction du Bulletin du Muséum *remercie les spécialistes qui ont bien voulu prêter leur concours pour le choix et l'examen critique des manuscrits reçus pour publication dans la section C au cours de l'année 1991 :*

L. Beauvais, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

J.-P. Cuif, Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie, Université PARIS XI-ORSAY, 91405 Orsay.

J.-C. Fischer, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

L. Ginsburg, Institut de Paléontologie. MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

D. Goujet, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

P. Janvier, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

† Leclaire, Laboratre de Géologie, MNHN, 43, rue Buffon, 75005 Paris.

J.-C. Rage, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, Université PARIS VI, 4, place Jussieu, 75252 Paris cedex 05.

D. Russell, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

J. Sudre, Laboratoire de Paléontologie, Université de Montpellier II, place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier cedex.

P. Taquet, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.



Achevé d'imprimer le 24 décembre 1991.

Le Bulletin des 1er et 2e trimestres de l'année 1991 a été diffusé le 4 octobre 1991.

IMPRIMERIE F. PAILLART, B.P. 109, 80103 ABBEVILLE — (D. 8035)
DÉPÔT LÉGAL : 4e TRIMESTRE 1991.

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°.)

Dernières parutions dans la série C

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — Russell (D. E.) et Zhai Ren-Jie. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53. — Russell (D. E.), Santoro (J. P.) et Sigogneau-Russell (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr.

T. 54. — Véran (M.). — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 1988, 113 p., 38 fig., 6 tabl., 7 pl. phot.

T. 55. — Busson (G.) (Coordonné par). — Évaporites et Hydrocarbures. 1988, 138 p., 50 fig., 5 tabl.

T. 56. — Saint-Martin, J.-P. — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 1990, 366 p., 160 fig., 32 tabl., 10 pl. phot.

Réimpression

T. 10. — Roger (J.). — Buffon. « Les Époques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1re édit., 1962).

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum,
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.